АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVII, ВЫП. 2

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА ☆ 1948

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ

ТОМ XXVII 1948 март—апрель ВЫПУСК 2

Адрес редакции:
Москва, 9, ул. Герцена, 6, Институт зоологии
Московского ордена Ленина государственного университета им. М. В. Ломоносова,
редакция Зоологического журнала

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVII 1948 ВЫП. 2

БИОЦЕНОЛОГИЯ И ПАРАЗИТОЛОГИЯ[1]

Академик Е. Н. ПАВЛОВСКИЙ

Зоологический институт Академии Наук СССР

Биоценология, как известно, занимается изучением видового состава и внутренних взаимоотношений групп организмов, которые на современном этапе их эволюции связаны с определенными биотопами того или другого географического ландшафта. Более конкретно объем биоценологических исследований определяется простиранием биотопов, занимаемых биоценозами, по отношению к площади самого ландшафта. Изучают, например, биоценозы тундры, степи, ограниченного участка площади степи, подлеска («пробные площадки»); нор различных хозяев; дерева, одной его листвы, под его корой и т. д. Определение структуры биоценоза, естественно, ставит следующую задачу — изучение биоценотических связей, которые существуют между различными сочленами биоценоза; таковые связи чаще всего являются пищевыми.

Одни биоценозы занимают биотопы «расплывчатого» характера; это бывает тогда, когда однообразные биотопы покрывают значительную территорию одного и того же ландшафта — например поверхности степи. Другие биоценозы, наоборот, связаны в своем обитании с резко очерченным пространством: например, биоценоз норы какого-нибудь грызуна в той же степи или в пустыне. Однако такая ограниченность биотопа не приводит к полной изоляции его обитателей от внешнего мира. В результате продолжительных исследований биоценозов нор песчанок и тонкопалых сусликов в песках Туркмении Я. Власов обнаружил в них суммарно свыше 200 видов различных обитателей преимущественно насекомых. Одни из них могут всю свою жизнь проводить в норе, не выходя из нее. Другие связаны с норой лишь в известной фазе метаморфоза — например Phlebotomus, который размножается в норах и проходит в них все фазы превращения; но в окрыленном состоянии он к концу дня вылетает из норы, чтобы к утру снова уйти в убежище, спасающее его от дневного губительного зноя. В этом же биотопе Phlebotomus может, при наличии в нем грызуна, питаться его кровью. Интересно, что даже такие вторично бескрылые наружные паразиты, как блохи, в имагинальной фазе могут выходить из нор на поверхность степи, как это наблюдали на Северном Кавказе Тинкер и Зенкевич.

Подобная связь биоценоза обособленного биотопа приводит к необходимости раскрытия связи его «блуждающих» сочленов с обитателями наружной среды иногда на значительной ее площади; размеры, ее, подлежащие наблюдениям, определяются пределами дальности

[1] Доклад, прочитанный на юбилейной сессии Отделения биологических наук АН СССР в честь 30-летия советской власти.

передвижения (перелета) изучаемых сочленов биоценоза и плотностью расположения пространственно ограниченных биотопов.

К биоценозу норы, естественно, принадлежит все исконное ее население, но не случайно забегающие в нору животные, хотя бы они могли нарушить цельность видового состава биоценоза. В норах песчанок в окрестностях Кара-калы (юго-западный пограничный район Туркмении) мне приходилось находить выползину очковых змей, которые на время линяния заползают в норы; но очковую змею, конечно, не приходится считать сочленом биоценоза норы. С другой стороны, при определении всего биоценоза норы следует выявлять внутренних паразитов хозяина норы и других ее обитателей. Сложность этой задачи определяется также тем, что некоторые паразиты хозяина норы или его сообитателей никогда не бывают во внешней среде, т. е. свободно в самой норе; таковы, например, лейшмании в грызунах и в их переносчиках, которыми являются самки Phlebotomus. Другие внутренние паразиты, как простейшие кишечника, выходят из организма своего хозяина в виде цист, а некоторые паразитические черви вне тела хозяина бывают лишь в фазе яйца.

При изучении биоценозов паразиты животных, особенно внутренние, как правило, остаются вне внимания исследователя; лишь в редких случаях экологами (Элтон, Elton) предпринималось изучение паразитов определенного вида хозяина на определенной территории как сочленов биоценоза.

Специфичность условий обитания паразитов, особливо внутренних, требует более точного определения понятия «внешняя среда». «Вместилищем» эндопаразитов является организм хозяина во всей сложности его строения и физиологических состояний. Поэтому внешней средой для паразита является непосредственно то, что его окружает в организме хозяина; для шизонтов малярийного плазмодия внешней средой является тот эритроцит, в котором находится этот паразит, а для мерозоита — плазма крови; для капсулирующихся личинок трихин внешней средой служит ткань поперечнополосатого мышечного волокна; для цистицерков цепеня невооруженного — соединительная ткань мышц или ткань головного мозга (смотря по локализации паразита); для лентеца широкого — полость тонкой кишки человека; для свайника-великана — почечная лоханка. Для ряда эндопаразитов (аскариды, анкилостомиды, шистозомы и др.) установлен феномен миграции их в молодом состоянии по телу хозяина, сопровождаемый резкой сменой мест их обитания в организме или гостальных биотопов; например, для личинок аскарид — желудок, тонкая кишка, воротная вена, нижняя полая вена, правое сердце, легочные артерии, легочные альвеолы, бронхи, трахея, пищевод, желудок, тонкая кишка. При миграции личинки быстро проходят через некоторые части общего миграционного пути; следовательно, соответственные гостальные биотопы[2] являются относительным местом обитания личинок, но при обычных условиях, благоприятствующих прохождению всего или соответственной части миграционного пути. Различные клетки, ткани и органы тела хозяина отличаются различными биохимическими и физиологическими особенностями, что делает их не равнозначной по качеству внешней средой для находящихся в них паразитов. Вспомним, что яйца многих ленточных червей вскрываются в кислом желудочном соку, но не в щелочной среде кишечника. Цисты же паразитических амеб проходят без изменений через желудок и вскрываются лишь при действии трипсина. Цисты дизентерийной амебы вскрываются в полости кишки, но не в тканях, где образуются амеб-

---

[2] Т. е. биотопы паразитов применительно к частям тела хозяина, которым эти паразиты свойственны.

ные абсцессы. Обитание паразита в известной фазе его жизненного цикла в определенном гостальном биотопе имеет для него решающее значение в жизненном отношении. Так, шизонты малярийного плазмодия благоденствуют в строме эритроцита; если же красное кровяное тельце почему-либо будет разрушено, то шизонт, выпавший из него в плазму крови (равно как и почему-либо оголившиеся гаметоциты), будет фагоцитирован, тогда как мерозоиты гарантированы от подобного исхода. Даже такая постоянно подвижная жидкая ткань, как кровь, не однозначна как среда нахождения мигрирующих паразитов. Например, церкарии шистозом после своего проникновения через покровы тела в кровь хозяина оседают и превращаются во взрослых червей лишь в некоторых органах; такое «избирательное» действие зависит от химиотактического привлечения молодых паразитов из русла крови в ткани омываемого ею органа; этим объясняется, почему Schistosoma mansoni живет преимущественно в венах прямой кишки, а Schistosoma japonicum — в воротной и в брыжжеечных венах, хотя встречается иногда и в артериях. Даже наружная поверхность тела хозяина не является для многих эктопаразитов однородной средой обитания. Интересные наблюдения приводит в этом отношении В. Дубинин. Пухоеды родов Docophorus, Philopterus и др. живут исключительно на коротких, мягких, рассученных перьях головы и шеи птиц. Другие роды пухоедов, как Lipeurus, Ardeicola, Degeeriella и др., обитают преимущественно на крупных кроющих перьях спины, особенно на плечевых перьях. Colpocephalum, Menopon, Menacanthus менее специализированы в рассматриваемом отношении.

Еще более тесна связь перьевых клещей с определенными местами их обитания на птицах. По данным В. Дубинина, Brephosceles и Analges живут преимущественно на перьях тела и реже на маховых и рулевых перьях птиц. Gabucinia, Zachvatkinia, Freyana и др. населяют только маховые перья I порядка, а Alloptes, Megninia и др.— только маховые перья II порядка и реже рулевые перья. Trouessartia живут на проксимальных махах II и III порядка, но, в отличие от всех других видов,— на дорзальной стороне этих перьев.

Зависимость возможности существования паразита от особенностей организма хозяина, как непосредственной среды обитания, определяется в частных случаях характером физиологического состояния соответственной части его тела или организма в целом. Например, случайные физиологические и патологические состояния данной особи хозяина, вызванные временно действующими причинами: заболевание хозяина и др. Примером специальных зависимостей может служить наблюдение над развитием личинок синей мясной мухи (Calliphora erythrocephala) в опытах кормления их в лабораторных условиях. Если личинок этой мухи кормить на утомленных мышцах лягушки, то эти личинки достигают большей величины, нежели контрольные, выкармливаемые на покойных мышцах (Фокс и Смис).

Если для паразита имеют значение даже частные для данного времени индивидуальные особенности состояния хозяина, то тем большее влияние оказывают на паразита закономерно повторяющиеся изменения, связанные, в частности, с возрастом хозяина. Много наглядных примеров возрастных изменений паразитофауны различных хозяев добыты В. Догелем и его учениками. Особенно поучительны примеры строгого приспособления паразита во всех фазах его жизненного цикла к возрастным изменениям хозяина, связанных с его метаморфозом (например, развитие Polystomum intergerrimum и метаморфоз лягушки).

Все обстоятельства подобного рода уже давно побудили меня обосновать проблему «организм как среда обитания» [14,16]. Эта теория дифференцирует понятие внешней среды паразитов и уста-

навливает пространственные ее градации в организме хозяина, подверженном со своей стороны влияниям общей внешней среды в обычном о ней представлении. Необходимо вспомнить последовательность таковой зависимости хотя бы на примере любых эндоглобулярных кровепаразитов (паразиты малярии, пироплазмы, тейлерии и др.). В период их жизни в эритроцитах непосредственной внешней средой для них является строма красных кровяных телец; внешней средой для последних служит плазма крови, для самой же крови — стенка вмещающего ее сосуда, который проходит через ткани определенного органа; внешней средой для органа являются окружающие его части тела, которые через циркулирующую кровь могут оказывать на него гуморальное влияние (например, действие гормонов, распространяющееся и на весь организм в целом). Все это вместе взятое образует целостный организм, непосредственно соприкасающийся с внешней средой. Изменения среды влияют на организм в целом и через промежуточные его части действуют в известном преломлении на сокровенные органы и на находящихся в них паразитов. Таким образом, изменения внешней среды действуют также на внутренних паразитов хозяина, но не прямо, а через его организм.

Жизнь паразита в целом идет под влиянием факторов «внутренней среды» организма хозяина и под косвенным воздействием факторов внешней среды, в которой находится сам хозяин. Именно эту последнюю особенность Ш. Мошковский [12] ставит в основу определения понятия паразитизма и сумму подлежащих изучению задач в этой области относит к компетенции «функциональной паразитологии». Подобное определение паразитизма является односторонним, ибо часть явления не может исчерпывать собой целого. Мне уже приходилось высказывать свою точку зрения на то, что же является специфичным для паразитизма, как для биологического явления, и для паразитологии, как изучающей его науки. Паразит и хозяин образуют биологическую систему двух резко различных по систематическому положению организмов, из которых один живет в другом. Если тело хозяина является внешней средой, которая так или иначе действует на обитающего в нем паразита, то и паразит оказывает известное влияние на среду своего обитания, т. е. на организм хозяина. Эти процессы протекают синхронно, и совокупность их характеризуется как взаимное влияние друг на друга паразита и его хозяина, при контролирующем влиянии на них факторов внешней среды, в которой пребывает хозяин паразита. Последствиями этого процесса в каждом отдельном случае являются благоприятное существование или деградирующее в жизненном отношении состояние паразита и состояние безразличного паразитоносительства или паразитарного заболевания хозяина.

Именно эти трех-четырехсторонние взаимодействия во всем разнообразии их последствий специфически характерны для паразитизма, как одной из категорий симбиоза, понимая таковой в самом широком смысле. Изучение этих взаимоотношений, определяющих жизненную участь паразита и его хозяина, придает специфичность лицу паразитологии как науки и высоко поднимает ее над уровнем специальности эклектического характера.

Все изложенные рассуждения касаются системы двух организмов — паразита и его хозяина; но на деле такие системы организмов являются обычно многочленными, по крайней мере в отношении видового состава паразитов рассматриваемой особи хозяина. Известны также и виды паразитов, требующие для полного завершения своего жизненного цикла последовательной перемены хозяев разных видов.

Сложность соотношений усугубляется тем, что организм хозяина может обладать целым паразитарным населением животной и микроб-

ной природы, которое может быть сосредоточено в одном и том же гостальном биотопе. Так, в кишечнике могут одновременно находиться круглые и другие черви, различные виды паразитических простейших, бактерии, спирохеты, грибки и другие организмы. Само собою понятно, что при наличии разнообразного по видовому составу паразитарного населения организма хозяина взаимные влияния такой биологической системы организмов соответственно усложняются.

Для определения всей совокупности населения какой-либо части тела хозяина я уже давно предложил термин «паразитоценоз», подразумевая под ним конкретное отражение видового состава населения данной особи хозяина. Некоторое созвучие с общеизвестным термином ценоз (полнее — биоценоз) не означает полного тождества этих понятий. Паразитоценоз есть понятие более относительное и на данном этапе исследований — характеризующее видовой состав обитателей некоторой части тела хозяина. На первых порах необходимо накопить большой фактический материал, чтобы на его основе можно было выявить закономерности структуры паразитоценозов. Живя в одном и том же гостальном биотопе (например, в полости кишечника), сочлены его паразитоценоза в одних случаях могут быть совершенно безразличны друг для друга; в других случаях бывают отношения антагонистического характера, когда при наличии особей вида «А» исключается возможность присутствия в том же паразитоценозе или даже в другой части тела хозяина особей вида «Б». Следовательно, и влияние паразитоценоза в его целом на организм хозяина может существенно видоизменяться в зависимости от его видового состава в каждом отдельном случае.

Паразитоценоз является понятием исходным, которое знаменует новую постановку вопроса о соотношениях организма хозяина с его населением, к какой бы систематической группе ни принадлежали его сочлены. Именно такое обобщение сосредоточивает внимание на отношениях этих сочленов друг к другу и на их суммарном действии на организм хозяина в период обитания их в той или в другой части его тела.

Соответственно усложняется вопрос о взаимодействиях организма хозяина и его населения, равно как и о влиянии факторов внешней среды на течение и на результат этих процессов. В такой постановке задача определения видового состава паразитоценоза является комплексной, требующей совместной работы паразитологов и микробиологов; важность ее для соответственных специальностей несомненна.

Задача становится еще более многосторонней, когда работа над ней переходит в следующую фазу — определения взаимных влияний организма хозяина и его паразитоценоза друг на друга при выявлении характера действия факторов внешней среды на совокупность соответственных процессов. Изучение их требует компетентного участия фармаколога, биохимика, микробиолога, специалиста по сравнительной патологии и, в ряде случаев, клинициста.

Вот частный пример клинического значения паразитологического фактора для больных. Одним из крупнейших достижений химиотерапии инфекционных болезней является применение сульфамидов. Однако полное проявление терапевтического действия этих препаратов зависит от ряда обстоятельств; таковым, например, является наличие в организме больного веществ, парализующих действие сульфамидов на бактерий — возбудителей болезни. Число таких, как их называют, антисульфидиновых веществ растет; к ним относятся пептоноподобные вещества, аминокислоты и другие продукты; часть из них является метаболитами бактерий сопутствующей бактериальной флоры (Флемминг). Следовательно, безуспешность лечения дизентерии сульфамидами в некоторых случаях может зависеть от действия «ингибиторов», являющихся про-

дуктом жизнедеятельности некоторых бактерийных сочленов паразитоценоза кишечника больного.

В подобных случаях в состав паразитоценоза кишечника могут входить, помимо других сочленов (кишечные простейшие, бактерии фекальной флоры и др.), дизентерийные бактерии; видовые комбинации такого паразитоценоза могут делать возбудителей дизентерии не поддающимися терапевтическому эффекту сульфамидов. Этому частному примеру я придаю большое теоретическое значение, ибо он является прообразом установления конкретных форм взаимных влияний организма хозяина и его паразитоценоза (при определенных условиях внешней среды), что в своей совокупности определяет состояние здоровья данной особи хояина. В рассматриваемом примере фактором внешней среды является введение сульфамидов в организм больного дизентерией.

Пусть не сетуют на меня зоологи за приведение такого примера клинически-медицинского характера; над ним стóит поразмыслить, ибо он легко может стать «моделью» для сравнительно паразитологических исследований таких случаев, когда организм какого-либо дикого животного переполнен множеством различных паразитов, не оказывающих на него внешне заметного действия.

Рассмотренный выше пример важен и в другом теоретическом отношении: не все сочлены паразитоценоза имеют одинаковое значение для обладающей ими особи хозяина. Из всего многочленного паразитоценоза в данном случае выделяются виды «ведущего значения». Таковыми оказываются бациллы Флекснера и другие бактерии кишечника; их взаимоотношения в смысле действия на больного раскрываются при искусственном использовании фактора внешней среды, т. е. введении сульфамидов. Я настоятельно подчеркиваю, что все рассмотренное имеет значение частного примера; но накопление достоверно установленных частных случаев создает прочную основу для выявления вытекающих из них закономерностей общего значения.

Проблема «организм как среда обитания» укрепляется в своем значении как руководящее направление в сложном деле рассмотрения причин, определяющих то состояние паразитоносительства (бактерионосительства, вирусоносительства), то явное заболевание хозяина, казалось бы при одинаковых условиях. В свете этой проблемы моим учеником В. Гнездиловым разработана теория адаптивных модификаций Entamoeba histolytica, приводящих в известных условиях к заболеванию амебной дизентерией. Целищевым (Алма-Ата) опубликован опыт разработки, на основе этой же теории, проблемы тейлериоза крупного рогатого скота — кровепаразитарного заболевания, имеющего большое значение для животноводства. Поняв сущность этой теории, легко найти и в текущей, и в старой научной литературе множество частных примеров, ярко иллюстрирующих отдельные стороны проблемы. Для приведения их в систему потребовалась бы целая книга.

Проблема «организм как среда обитания» является «ключом» для разрешения частных сторон другой, тесно с ней связанной общетеоретической проблемы «специфичности паразитизма» в смысле выявления эволюционно установившихся специфических адаптаций паразита к обитанию в особях хозяина одного или небольшого числа видов.

Однако проблема «организм как среда обитания», при всей ее теоретической обоснованности, встретила к себе и критическое отношение; предметом критики явилось установление мной таких понятий, как гостальный биотоп (часть тела, в которой типически обитает паразит определенного вида в известной фазе своего жизненного цикла), паразитоценоз и др. Критика эта шла со стороны Д. Кашкарова [7], который считал чуть ли не узурпацией применение

термина «местообитание» в таких выражениях, как, например: «м е с т о о б и т а н и е м стационарной личинки трихины является поперечнополосатое мышечное волокно, а шизонта малярийного паразита — красное кровяное тельце»; или, в другой формулировке,— «указанные места обитания поименованных паразитов служат для них г о с т а л ь н ы м и б и о т о п а м и, в отличие от биотопов внешней среды в обычном их понимании». Отрицая полезность выделения предложенных понятий, Кашкаров остается на схематической позиции признания, что «любой эндопаразит живет в том же биотопе, что и его хозяин, и является членом того же биоценоза, в который входит и последний. С последним он находится в биоценотических отношениях, но неправильно сказать, что он (паразит — *Е. Н. П.*) использует его (хозяина — *Е. Н. П.*) как биотоп» ([7] стр. 182).

Положение, что эндопаразит (понимая под таковым зоопаразита, бактерию, грибок, спирохету, риккетсию, фильтрующийся вирус и др.) вместе с его хозяином является сочленом биоценоза определенного биотопа, — полностью развивается мною для обоснования учения о природной очаговости трансмиссивных болезней; рассуждения Кашкарова приводят его к отображению лишь частично внешних экологических зависимостей видового существования паразитов в составе биоценоза, к которому принадлежат они и их хозяева. Признавая, что местом обитания паразита «в конечном счете является организм хозяина», Кашкаров говорит, что нет никакой надобности считать организм хозяина биотопом паразита. Это возражение было бы обоснованным, если бы экологическое понятие — биотоп внешней среды — без обиняков переносилось на внутреннюю среду организма хозяина (между прочим, эколог Элтон так и делает); этим я не грешу. Но для облегчения вскрытия всех экологических соотношений, определяющих существование эндопаразита как сочлена биоценоза, мне кажется полезным особо рассматривать условия пребывания паразита в столь специфической среде обитания, как организм его хозяина.

Как быть в тех случаях, когда паразит эволюционно утерял фазу пребывания своего во внешней среде, в силу чего его видовое существование поддерживается непосредственным пассивным переходом из одного подвижного организма в другой? (например, заражение свиньи трихинами при пожирании ею трихинозной крысы; последовательный переход лейшманий от зараженной ими песчанки в организм самки Phlebotomus papatasii и дальнейшая передача москитами этого паразита восприимчивым к нему животным и мн. др.).

Этот вопрос стоит остро, особливо в тех случаях, когда хозяин (или хозяева) паразита ведут сугубо подвижный образ жизни. К какому биотопу зоогеографически следует отнести различных наружных и внутренних паразитов, например перелетных птиц и мигрирующих (проходных) рыб? Интересные примеры подобного рода дают многие исследования В. Догеля и его сотрудников.

В своих возражениях Кашкаров далее пишет: «Если организм — не биотоп, то и говорить о «паразитоценозах» тоже будет неправильно. Неправильно и потому, что ни один биоценоз не может существовать без аутотрофных организмов, т. е. без растений» (l. с., стр. 182).

Это возражение построено на песке, потому что автор его произвольно ставит знак равенства между паразитоценозом и биоценозом, что противоречит моей трактовке вопроса. Было бы слишком наивным искать в организме сходную структуру биоценоза и все те биоценотические связи, которые определяют существование биоценоза во внешней среде. Общее заключение его,— что предложенная мной «номенклатура нисколько не поможет изучению природного комплекса (смотря по тому, в чьих руках! — *Е. Н. П.*), а лишь затемнит его» (l. с. стр. 184). Предоставляя читателям самим решить, кто из нас прав, я, со своей

стороны, все же поведу дальнейшее изложение на основе теории «организм как среда обитания» в моем ее понимании.

Паразитоценозы являются частями биоценоза того или другого биотопа; но одни сочлены их из числа эндопаразитов полностью потеряли связь с внешней средой, другие проводят в организме часть своего существования, во внешней же среде они бывают в состоянии яйца или личинки. Так же значительна градация связи наружных паразитов со своим хозяином: одни из них нападают на него лишь на короткий срок, потребный для кровососания (самки комаров Phlebotomus), другие же эктопаразиты всю свою жизнь держатся на теле хозяина (власоеды, вши и др.). Как бы ни были связаны паразиты со своим хозяином, во все время немимолетной связи с ним они входят в состав его паразитоценоза; сам же паразитоценоз — в зависимости от характера занимаемых им в хозяине гостальных биотопов — может быть полностью замкнутым (например, паразиты кровяного русла, исключая тех, которые пользуются им как путем прохождения своего миграционного цикла); чаще же сочлены паразитоценоза, особливо обитающие в органах хозяина, имеющих сообщение с внешней средой, являются сочленами биоценоза биотопа, с которым премущественно связана жизнь их хозяина; во внешней среде они могут быть или в пассивном (неподвижном) состоянии (цисты простейших, яйца паразитических червей), или же в активном (личинки паразитических червей).

У различных видов эктопаразитов можно проследить последовательность в удлинении сроков связи их со своими хозяевами, что отражается на длительности пребывания их в составе паразитоценоза или же во внешней среде биотопа. В обоих случаях на них распространяются биоценотические связи; в организме хозяина паразитоценотические связи могут также иметь алиментарный характер. Например, Entamoeba coli заглатывает бактерий и различных простейших кишечника.

Выявление характера паразитоценотических связей между сочленами населения гостальных биотопов и взаимных влияний паразитоценоза и организма хозяина друг на друга, при учете действия факторов внешней среды, необходимо для понимания сущности патогенеза инфекционных и инвазионных болезней и причин паразитоносительства.

Напомним, что при таком подходе к исследованию определяются «ведущие» сочлены паразитоценоза, которые при подходящих условиях являются основной действующей причиной заболевания.

Перейдем к рассмотрению положения паразитов в составе биоценоза, когда они находятся вне организма хозяина. Они могут быть подлинными сочленами биоценозов мест обитания их хозяев; или же хозяева при своей подвижности могут рассеивать (терять) паразитов где придется, благодаря чему паразиты могут случайно обнаруживаться в несвойственных им местах.

Изучение структуры биоценоза сопряжено с определением биоценотических связей между его сочленами. В литературе нет недостатка в работах такого рода. Биоценотические связи нередко определяются вообще между сочленами биоценоза; но бедность или обилие его видового состава влияет на характер производимого исследования, результаты которого могут принимать вид весьма сложной схемы; такова, например, работа Фридолина по биоценологии тундры. Несомненная польза подобного исследования заключается в том, что оно приближает читателя к представлению об общей картине жизни в соответственном однообразном ландшафте; но такое исследование может не достигать поставленной цели даже в минимуме при видовом богатстве биоценозов и при наличии разнообразных биотопов, свойственных рассматриваемому ландшафту. Далее, при выявлении общих биоценотических связей биоценоза могут ускользнуть от наблюдателя явления,

которые не бросаются в глаза, но в то же время имеют важное значение в том или в другом отношении.

Изучение биоценозов и биоценотических связей их сочленов уже давно завоевало себе прочное место в гидробиологии, в энтомологии и в других зоологических специальностях; но трудности охвата вопроса в целом приводят к раздроблению целостности проблемы; из состава биоценоза отсекается по какому-либо принципу группа животных, и биоценотические связи их изучаются «в себе»; таковы, например, работы по орнитоценозам, энтомоценозам и др.

Неизбежность ограничения исследования определенными рамками на известном этапе развития науки очевидна; но вопрос о том, как практически направлять работу и какими пределами ее ограничивать.

В отношении биоценологии следует признать, что принципы ее исследований мало продвинулись или вовсе не проникли в некоторые сопредельные науки, в частности в эпидемиологию, которая развивается преимущественно на бактериологической основе; по существу же дела она должна бы в равной мере опираться на паразитологию. Ряд паразитологических данных эпидемиологами, конечно, используется, но как подсобный материал. Такое отношение приводит к тому, что в некоторых учебниках эпидемиологии все значение учения о переносчиках трансмиссивных болезней оценивается лишь как «энтомологический метод» в эпидемиологии вместо признания паразитологии фундаментом для эпидемиологии, равноценным учению о патогенных микробах. Такое легкое отношение к столь крупной специальности приводит порой к неиспользованию в руководствах и учебниках по эпидемиологии по существу ряда практически важных данных, добытых паразитологами. Например, в книжке о возвратном тифе ни слова не говорится о том, что клещевым возвратным тифом (эндемичным для Закавказья и Средней Азии) можно заразиться во время спанья или даже кратковременного нахождения в пещерах или гротах, вследствие нападения на человека обитающих в них клещей Ornithodorus — переносчиков спирохет, возбудителей этой болезни. Или в объемистом руководстве по частной эпидемиологии вопросу о клещевых сыпнотифозных лихорадках отводится непропорционально мало места; в изложении этого нового для советских врачей вопроса не указывается — где, как и когда человек может заразиться этой болезнью. В нашей же паразитологической литературе соответственные оригинальные данные есть.

Проводившиеся в сфере нашего влияния многочисленные экспедиционные и экспериментально-лабораторные исследования по паразитологии трансмиссивных и паразитарных болезней глубже и глубже осваивали биоценологические методы, приспособляя таковые к конкретным целям каждой работы и разрабатывая новые методы. Здесь я остановлюсь на общих положениях, вытекающих из практики наших работ, и использую полезные для данной цели литературные материалы.

Первое положение состоит в признании вируса, риккетсий, бактерий, спирохет, грибков, паразитических простейших, червей и членистоногих — сочленами биоценозов, в состав которых входят их хозяева. Соответственные же биоценозы связаны с биотопами различных ландшафтов и непосредственного окружения человека.

Второе: видовое существование любого из перечисленных возбудителей инфекционных и инвазионных болезней зависит от перехода их из организма хозяина (донора) в здоровую особь какого-либо восприимчивого к ним животного (реципиента); в дальнейшем возбудитель может переходить от него в новую особь хозяина.

Иными словами, поддержание видовой жизни возбудителя болезни любой природы связано с циркуляцией возбудителя среди сочленов биоценоза. На пути этой циркуляции возбудитель может выходить во внешнюю среду или, что чаще, он переходит непосредственно от одного животного к другому, или же он переходит при участии переносчиков или промежуточных хозяев. Понятно, что последнее значительно усложняет пути циркуляции возбудителя.

Процесс циркуляции не автономен от влияния факторов внешней среды; они могут действовать на него непосредственно во время пребывания возбудителя вне организма его хозяина; или же они влияют на возбудителя косвенно через посредствующее звено в виде организма хозяина во время эндопаразитического существования в нем возбудителя.

Все это протекает в составе многочленного биоценоза; конкретные пути циркуляции направляются действием биоценотических связей контактного или чаще алиментарного характера. В последнем случае циркуляция возбудителя протекает по «цепям питания», охватывающим различное число видов, реципиентов возбудителей, их промежуточных хозяев и переносчиков.

Эти теоретические положения обрисовывают практические задачи всякого нового исследования в отношении изучения очаговости паразитарных и трансмиссивных болезней. При этом необходимо производить эколого-фаунистическое обследование более или менее типичного участка местности; в процессе общего ориентировочного исследования необходимо наметить «ведущих сочленов биоценоза», на которые и следует ориентировать биоценологическое исследование. «Ведущими сочленами» биоценоза могут быть подозреваемые переносчики трансмиссивной болезни, их важнейшие хозяева и животные-резервуары возбудителя болезни. Исследования такого рода более целенаправлены, нежели изучение биоценотических связей «вообще»; но они требуют комплексной работы ряда специалистов: паразитолога, зоологов, фаунистов и экологов и микробиологов.

Рассмотрим для примера в общей форме схемы двух больших комплексных исследований, к руководству которыми нам пришлось иметь ближайшее отношение:

1. В одной из долин Таджикистана привозный породистый крупный скот заболевал и погибал от тейлериоза. Возбудителем этой болезни является кровепаразитарный споровик тейлерия, а специфическими переносчиками — некоторые виды пастбищных клещей рода Hyalomma. Требовалось выяснить, кто именно является переносчиком тейлериоза скота в указанном месте, и разработать, применительно к местным условиям, систему борьбы и профилактики тейлериоза (и пироплазмоза).

Расчленение задачи. Первое, что необходимо выяснить — это видовой состав фауны клещей долины и ограничивающих ее предгорий и холмов, которые использовались для отгонного выпаса скота. Мировой опыт изучения иксодовых клещей уже давно показал, что главным источником их сбора являются различные хозяева в то время, когда к ним присосались клещи для сосания крови; некоторые клещи даже зимуют в шерсти своих хозяев. Возможность сбора клещей в природе, когда они находятся в голодном состоянии,— ограничена. В одних областях, как, например, на Дальнем Востоке, этот прием дает плодотворные результаты; но в других местах тот же вид Ixodes persulcatus на марлю не вылавливается даже при работе опытного исследователя. Например, А. Скрынник убедилась в этом при своей работе в Чувашии. Для сбора таких видов клещей, как Hyalomma marginatum, следует ждать, когда голодные клещи сами будут ползти на ноги непо-

движного человека (С. Петрова-Пионтковская). Эти примеры указывают на то, что при общих сборах клещей необходимо внимательно присматриваться к продуктивности того или другого метода сбора и изменять таковой по собственному опыту или по имеющимся литературным указаниям. Все же первым способом является сбор клещей с хозяев, которыми являются домашние и дикие животные. Сборы с диких животных требуют их поимки или отстрела. Успех работы зависит от добывания по крайней мере наиболее многочисленных представителей местной фауны.

В обычных зоологических материалах такие сборы носят совершенно случайный характер. Обеспечить же требуемую полноту следует особым подходом к ним. Опираться на приглашаемых охотников-профессионалов мало надежно, тем более, что требуется правильное определение видов добываемых животных, которые в том или в другом состоянии должны быть представлены для систематической обработки различным специалистам. В построении наших работ в Таджикистане мы пошли по другому пути: в состав комплексной экспедиции Таджикской базы — ныне Филиала Академии Наук СССР — были приглашены специалисты — маммолог, орнитолог и герпетолог с заданием производить возможно более полное эколого-фаунистическое изучение соответственных групп позвоночных в районе деятельности комплексной экспедиции, что само по себе представляло для них непосредственный интерес. Специалисты эти лучше любых охотников добывают требуемых животных, сопровождая фаунистическую работу экологическими наблюдениями, в частности установлением связи животных с различными стациями изучаемой территории. Следовательно, фаунист-участник специальной по направленности экспедиции не связан никакими ограничениями в своей работе; но каждое добываемое животное поступает в паразитологическую лабораторию для полного снятия с него клещей, после чего возвращается соответственному специалисту. Последний сообщает видовое определение животного и наименование стадии, с которой оно связано. Благодаря такой постановке дела работа кооперируется, что обеспечивает ее полноту и срочность выполнения. За один-два сезона более или менее полностью выявляется круг хозяев клещей на изучаемой территории и фауна самих клещей. Так, в рассматриваемых работах была выявлена фауна в составе 24 видов млекопитающих, 193 видов птиц и 15 видов рептилий.

Определение снимаемых с животных клещей производилось по всем фазам метаморфоза и с численным подсчетом их на каждой особи хозяина. При таком построении было установлено, какие точно виды животных выявленной фауны и когда именно являются хозяевами определенных видов иксодовых клещей в разных фазах их метаморфоза, с учетом количественных показателей интенсивности их паразитирования на животных. Проводимые параллельно сходные работы на домашних животных на пастбищах, а также поиски клещей в природе и в непосредственном хозяйственном окружении человека доводят результаты паразитолого-фаунистического изучения иксодовых клещей до предела возможной полноты. В конечном счете выявляется, кроме видового состава клещей и их хозяев, также сезонная динамика паразитирования клещей в разных фазах метаморфоза на животных, являющихся преимущественными их хозяевами.

Проводимыми параллельно ветеринарно-протозоологическими обследованиями крупного рогатого скота (или, смотря по задачам,— других домашних животных) устанавливается форма болезни по наличию в крови больных животных ее возбудителей — тейлерий или пироплазм.

При сопоставлении всех добытых данных, выясняется: а) какой болезнью болеет скот; б) какие известные уже клещи-переносчики

имеются в составе выявленной фауны; в) в каких стациях, на каких животных, когда, в каких количествах и в какой фазе метаморфоза бывают клещи-переносчики; г) какие из животных являются преимущественными хозяевами клещей в разных фазах их превращения; д) какова динамика нападения клещей-переносчиков на скот, другими словами — какова сезонность заклещевения скота.

Все эти данные определяют, на каких домашних животных и в какие календарные сроки необходимо проводить клещеистребительные мероприятия.

Однако ими одними, при всей их важности, не исчерпывается вся система борьбы с тейлериозом и пироплазмозом скота. Оставляя в стороне чисто ветеринарные методы борьбы, разберем то, что обосновывается экологическими исследованиями.

Так как иксодовые клещи бо̀льшую часть жизни проводят во внешней среде, то необходимо обнаружение стаций пребывания: а) голодных личинок, нимф и имаго, когда они готовы напасть на хозяев; б) насытившихся и отпавших личинок и нимф, готовящихся к линьке; в) насытившихся самок и мест откладки ими яиц. Эти исследования ведутся в порядке визуальных наблюдений в естественной обстановке и полевых экспериментов, дополнением которых служат лабораторные опыты. Для достижения полноценности этих работ необходимо сопровождать их параллельными исследованиями внешней среды, в которой пребывают клещи-переносчики; для голодных клещей определяется аспект растительности, свойственной стациям их пребывания; состав и состояние соответственной растительной ассоциации определяют характер микроклимата, под непосредственным влиянием которого находятся клещи. Весьма важное значение имеет микроклимат тех укромных мест, которые используются самками клещей для откладывания яиц. Поэтому и разные ярусы растительных ассоциаций и такие места, как трещины почвы, пространства у корней и др., подвергаются инструментально-экологическому обследованию для определения количественных показателей их микроклимата, в первую очередь — температуры и влажности.

Так как рассматриваемый цикл исследований проводится на территории, издавна обрабатываемой человеком, то особо должны учитываться все формы его хозяйственной деятельности, так или иначе связанной с заболеваемостью скота тейлериозом. Сюда относятся: рассмотрение системы выпасов по отношению к безопасным частям территории и к стациям, в которых клещи-переносчики могут нападать на скот и заражать его тейлериозом; характер обработки полей, их полива, состояния ирригационной сети, места ночевок скота, характер помещений для скота, содержание самого двора, места и способ сушения кизяка, условия зимовки скота — все это также должно быть наблюдаемо и учитываемо в отношении возможного влияния на благоденствие клещей-переносчиков. Как бы специально ни звучала любая из этих задач, каждая является темой экологического характера. Сколь неожиданными могут быть результаты таких исследований, наглядно подтверждается установленным нами фактом внутристойлового или внутридворового прохождения жизненного цикла некоторых гиаломм, находящих себе приют под лепешками коровьего помета, прилепляемого для просушки к глиняным стенам хлева и заборам (Таджикистан). Так человек своими руками бессознательно создает прекрасные условия для жизни и размножения клещей — вредителей домашних животных — непосредственно в своем хозяйстве. Или другой пример: доказано, что некоторые клещи Hyalomma зимуют на скоте; следовательно, они зимой находятся там, где содержится скот; если весь запас клещей данного вида с данной территории скопляется на скоте, а место его зимования определяет-

ся человеком, то в руки человека сам собою дается метод уничтожения зимующих клещей «сухими способами», газовым методом и др.

Человек во всеоружии знания может оказывать мощное влияние и на активный период жизни клещей; важно изучить в деталях биологию клещей на данной территории применительно к ее орографии, природным особенностям и конкретным формам ведения хозяйства — для составления календаря жизни клещей-переносчиков. Руководствуясь его датами, зная также, в какие сроки и в каких стациях клещи нападают на скот, сколько времени они держатся на нем для питания кровью (а некоторые виды — и для самого метаморфоза), когда, наконец, насытившиеся клещи отпадают во внешнюю среду и сколько времени они способны голодать,— можно пастьбу скота производить с переменой пастбищ. Расчет заключается в том, чтобы, переводя скот с одного обособленного участка пастбища на другой, порвать пищевые биоценотические связи клещей со скотом, успеть выморить их голодом на определенных участках, которые следующей весной без опаски могут быть использованы для выпаса скота. Само собой разумеется, что такой метод перемены пастбищ применим к клещам с определенной биологией и в сугубо конкретной обстановке ведения хозяйства на данной территории. Опубликованные впервые в зарубежной литературе основные данные по этому методу борьбы с клещами могут служить пособием для разработки детальной системы мероприятий в условиях данного района или области, но о механическом переносе их на нашу почву говорить не приходится.

В конце концов, по совокупности всех исследований, начиная от определения фауны клещей и кончая ветеринарными, зоотехническими и агрономическими мероприятиями,— строится полная система борьбы с тейлериозом и пироплазмозом скота применительно к конкретным условиям района работ.

В таком многостороннем комплексе исследований экологические, биоценологические и паразитологические исследования занимают ведущую позицию, но направленность этих исследований определяет более прямые пути работы, благодаря сосредоточению внимания на определенных объектах и на определенных процессах. Поэтому за два года работ оказалось возможным разработать систему борьбы с тейлериозом и пироплазмозом скота в южном Таджикистане (см. Труды Таджикского филиала АН СССР [25]; кроме того, Е. Павловский, И. Галузо и Б. Лотоцкий [20]; Галузо [2]).

2. Другой пример проведения комплексного исследования возьмем также из практики наших работ, в частности по проблеме клещевого энцефалита. Эта болезнь обратила на себя внимание как «новая»; не были известны ни ее возбудитель, ни возможная роль переносчиков в ее распространении; но участие каких-то неизвестных переносчиков подозревалось, что и послужило поводом для включения в комплексную группу экспедиционных работников отряда энтомологов и паразитологов и затем зоологов-фаунистов. Равным образом предусматривалась возможность вирусной природы возбудителя болезни. В число работников экспедиции по проблеме клещевого энцефалита входили вирусологи (микробиологи), клиницисты — невропатологи, эпидемиологи, паразитологи, энтомологи, специалисты по клещам, зоологи (маммолог, орнитолог) и другие специалисты.

Вирусологами была установлена вирусная природа возбудителя болезни; клиницистами выяснено ее клиническое течение; эпидемиологами подмечена строго определенная сезонность болезни, которая оказалась не контагиозной; установлена связь заболевания с предшествующим, хотя бы и кратковременным, пребыванием человека в тайге, где он, смотря по сезону, подвергался нападению клещей и множества крово-

сосущих насекомых (комары, мошки, мокрецы, слепни); работами энтомологов и паразитологов выявлена сезонность массового нападения на людей.

Совпадение сезонности заболевания с периодом нападения на людей в определенных стациях кровососущих клещей и насекомых наталкивало на предположение о возможном участии кого-либо из них в передаче вируса болезни человеку.

Чем же решался этот кардинальный по своему значению вопрос. На группе кровососущих членистоногих сосредотачивались биоценологические исследования для установления групповой и, в меру потребного, видовой сезонной динамики кровососов, а также мест и времени суточного нападения на людей, с учетом основных метеорологических факторов.

Эти исследования, определившие общий видовой состав фауны кровососущих членистоногих тайги, требовали также относительного учета их численности; были по ходу работ разработаны метод 20-минутных сборов кровососов на себе в наблюдательных точках (А. Гуцевич) и метод вылова кровососов колоколом (А. Мончадский; обзор методов количественного учета см. Е. Павловский [19]). В конце концов строились календарные кривые динамики нападения кровососущих членистоногих на человека; степень совмещения или расхождения этих кривых с кривой хода заболеваемости клещевым энцефалитом в той же местности и в то же время являлась важным ориентиром для дальнейшего направления исследований, особенно специальных по своему характеру.

Для открытия переносчиков вируса клещевого энцефалита решающим моментом является установление наличия естественно (спонтанно) зараженных им членистоногих в стациях, где они нападают на человека. Вопрос может быть решен в том случае, если выделен вирус — возбудитель болезни человека, если есть реактивные лабораторные животные и надежно разработаны методы идентификации вирусов различных штаммов. При наличии этих условий на первых же шагах исследования было установлено, что кормлением пастбищных клещей на белой мыши можно вызвать у нее заболевание клещевым энцефалитом в классической форме. В дальнейшем работа пошла на разных видах пастбищных клещей и позволила выделить преимущественного по своему значению переносчика Ixodes persulcatus.

Второй путь работы — выведение в лаборатории клещей, проверка их на незараженность вирусом, искусственное заражение их при кормлении на больных мышах и последующая проверка передачи вируса клещами того же и следующего поколений.

Если переносчик определен, то на очередь выдвигаются биоценологические исследования для определения круга его хозяев по типу работ, уже рассмотренных выше; но в разбираемом примере эти исследования получают более распространительное значение, ибо они служат руководящими для микробиологов в деле поисков животных, являющихся вирусоносителями (или же резервуарами вирусов) в естественной обстановке. Параллельно ведутся работы по экспериментальному заражению восприимчивых диких животных из числа хозяев клещей-переносчиков или же по определению наличия в сыворотке их крови противотел, нейтрализующих вирус энцефалита.

По совокупности всех данных этих работ определяются пути циркуляции вируса клещевого энцефалита в его природных очагах, а также время, место и различные условия заражения человека этой болезнью; оно может случаться и в диких местах, куда человек впервые вступает.

Раз специфическими переносчиками клещевого энцефалита являются известные виды пастбищных клещей, то этим самым предрешаются возможность и необходимость разработки системы противоклещевых мероприятий для защиты человека от нападения клещей-переносчиков (Г. Первомайский и др.). Таковые методы разработаны и включены в общую систему борьбы с клещевым энцефалитом (подробнее об этой проблеме — см. в книгах: Е. Павловского, Л. Зильбера, А. Смородинцева, В. Соловьева и др.).

Благодаря использованию рассмотренной методологии исследований в одном нашем «комбинате» работ добыто много других крупных результатов.

С блестящими работами Н. Латышева по кожному лейшманиозу в зоне жарких пустынь можно познакомиться по превосходной монографии Г. Кожевникова, Н. Добротворской и Н. Латышева [8].

Весьма широко развернулись работы по туляремии (Н. Олсуфьев с сотр.), клещевому возвратному тифу и клещевым сыпнотифозным лихорадкам (с открытием новых клещей-переносчиков) (Е. Павловский, Н. Латышев, И. Москвин, А. Скрынник, М. Поспелова-Штром, З. Жмаева, С. Петрова-Пионтковская, С. Кулагин, О. Коршунова и мн. др.), по переносчикам японского энцефалита (П. Петрищева); для новой болезни — геморрагической лихорадки открыт переносчик — клещ Hyalomma marginatum (С. Петрова-Пионтковская и М. Чумаков); для лихорадки папатачи разработаны методы борьбы с ее переносчиками (Phlebotomus — Е. Павловский, А. Гуцевич, Н. Латышев, П. Перфильев, П. Петрищева и др.) и мн. др.

Я умышленно не смягчал медицинского характера приводимых примеров пользы организации комплексных исследований, в которых биологические, экологические и паразитологические работы создают прочную базу для разработки специальных сторон проблемы. Я должен также со всей силой подчеркнуть, что участие зоологов, экологов и паразитологов в разработке таких сложных проблем специального значения ни в малейшей мере не является узким прикладничеством; наоборот, оно полно интереса для соответственной специальности как таковой.

Эти работы в то же время являются необходимым звеном во всей системе комплексного исследования проблем первостепенной практической важности для здравоохранения, развития животноводства или в других отношениях.

Над этим стоит подумать. Не секрет, что выбор конкретных тем актуального значения не всегда легок и удачен, что болезненно отражается на формировании новых специалистов, попавших в подобное положение; это, конечно, отражается также на квалифицированных специалистах, иногда на учреждениях и даже на оценке самой специальности в смысле степени оторванности ее от запросов жизни.

Продуманность плана комплексных работ (которые могут вестись и в стенах лабораторий), расчленение их на звенья, в индуктивной последовательности связывающиеся друг с другом, и, наконец, правильная расстановка ведущих, подсобных и начинающих работников, при надлежащем руководстве всем комплексом — обеспечивают единство связи теории и практики. В такой последовательности даже, например, сугубо систематическая работа, которая, будучи взята изолированно, может считаться слишком скрупулезной и далекой от жизни, приобретает значение первой научной ступени, с которой должна начинаться всякая комплексная работа, каково бы ни было ее специальное применение.

Литература

1. Власов Я., Нора, как своеобразный биотоп в окрестностях Ашхабада, Тр. СОПС АН СССР, серия Туркменская, вып. 9, 1937.—2. Галузо И., Кровососущие клещи Казахстана, изд. АН Казах. ССР, Алма-Ата, т. I, 1946; т. II, 1947.— 3. Гнездилов В., О комменсальных и паразитических формах кишечных простейших в связи с вопросом об их патогенном значении, Тр. ВМА им. С. Кирова, т. XXV, 1941.—4. Гуцевич А. и Скрынник А., О кровососущих двукрылых и клещах в связи с вопросом о предполагаемых переносчиках весенне-летнего энцефалита, Тр. ВМА, т. XVIII, 1939.— 5. Догель В., Курс общей паразитологии, 1941.— 6. Дубинин В., Перьевые клещи (Analgesidoidea), Введение в их изучение, Зоол. ин-т АН СССР, Л., 1947 (рукопись).— 7. Кашкаров Д., По поводу некоторых экологических терминов и понятий, Вопросы экологии и биоценологии, изд. ЛГУ, вып. 7, 1939.— 8. Кожевников Г., Добротворская Н. и Латышев Н., Учение о кожном лейшманиозе, Медгиз, 1947.— 9. Кулагин С., Коршунова О. и Алфеев Н., Обнаруженный очаг клещевого сыпного тифа в Алтайском крае, Новости медицины, изд. Акад. мед. наук СССР, вып. V, М., 1947.— 10. Латышев Н. и Позывай Т., Спирохеты диких животных в долинах рек Мургаба и Теджена в Туркмении, сб. «Патогенные животные», Тр. Отд. паразитологии ВИЭМ, т. II, 1936.— 11. Мончадский А. и Радзивиловская З., Новый метод количественного учета активности нападения кровососов, Паразитологический сборник. Зоол. ин-т АН СССР (рукопись).— 12. Мошковский Ш., Функциональная паразитология, Мед. паразитология, №№ 4 и 5, 1946.—13. Олсуфьев В., Видовой состав и сезонная динамика численности двукрылых в дельте Волги и их возможная роль в эпидемиологии туляремии, Зоологический журнал, т. XVIII, вып. 5, 1939.— 14. Павловский Е., Организм как среда обитания, Природа, 1934.— 15. Павловский Е., О клещевом рекуррентсе на Мангышлаке, Тр. ВМА им. С. Кирова, т. XVIII, 1939.— 16. Павловский Е., Организм переносчиков как среда обитания передаваемых ими возбудителей, Зоологический журнал, т. XIX, вып. 5, 1940.— 17. Павловский Е., Динамика кровососущих двукрылых, методы и значение ее изучения, Изв. АН СССР, Отд. биол. наук, № 2-3, 1946.— 18. Павловский Е., Учение о биоценозах в приложении к некоторым паразитологическим проблемам, Изв. АН СССР, Отд. матем. и естеств. наук, № 4, 1941.— 19. Павловский Е. (ред.), Паразитология Дальнего Востока, Медгиз, 1947.— 20. Павловский Е., Галузо И., Лотоцкий Б., Методы борьбы с пироплазмозами в условиях южного Таджикистана, Научн. попул. библ., № 5, Тадж. фил. АН СССР, Сталинабад, 1944.— 21. Петрищева П., Фауна флеботомус Киргизии, сб. «Вопросы краевой паразитологии», Тр. Отд. мед. паразитологии ВИЭМ, т. III, 1938.— 22. Петрова-Пионтковская С., Материалы по биологии и экологии клеща Hyalomma marginatum marginatum Koch в северо-западном очаге крымской геморрагической лихорадки, Новости медицины, изд. Акад. мед. Наук СССР, вып. V. М., 1943.—23. Поспелова-Штром М., Ornithodorus tartakowskyi — переносчик клещевого спирохетоза, Мед. паразитология, т. IX, № 6, 1940.— 24. Тинкер И. и Зинкевич А., Некоторые наблюдения над экологией сусликовых блох в связи с их ролью в эпидемиологии чумы, Паразитол. сборник, изд. АН СССР, вып. IV, 1934.— 25. Труды Таджикского филиала АН СССР, т. XIV, 1945.— 26. Целищев А., Паразитические простейшие Казахстана, I, Алма-Ата, АН Казах. ССР, 1946.— 27. Элтон Ч., Экология животных, Биомедгиз, 1934 (перевод).—28. Smith G. Pugh, The growth stimulation of blow-fly larval fed on fatiged frog muscle, II, The Journ. of Exper. Biology, vol. XIII, No. 3, 1936.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVII 1948 ВЫП. 2

БИОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ОКЕАНА [1]

Л. А. ЗЕНКЕВИЧ

Институт океанологии АН СССР

Когда мы изучаем горизонтальное и вертикальное распределение жизни в океане, мы имеем дело с двумя типами явлений. При перемещении из одних частей океана в другие мы можем констатировать, с одной стороны, изменения, идущие в определенном направлении,— изменения в качественном составе и количественном распределении, в форме и химическом составе скелета животных, в способах передвижения, в окраске и т. д. С другой стороны, мы можем наблюдать и повторяемость во всех свойствах живых организмов, в системах биологических связей, в характере распределения и т. д., а иногда и в систематическом составе.

Будем ли мы передвигаться в меридиональном направлении из высоких широт в экваториальную зону и дальше к противоположному полюсу или в широтном направлении поперек океана, или, наконец, из одного океана в другой,— всякий раз, рассматривая смены в явлениях жизни в самом большом плане, мы будем наблюдать или нарастающие различия, или повторяемость в качественных и количественных показателях, иначе говоря, явления асимметрии или симметрии.

Одним из лучших достижений современной океанографии является разработка схемы циркуляции, объединяющей всю систему перемещения водных масс океана.

В многообразии частных явлений удалось выявить основные ведущие закономерности, выделить немногие основные обуславливающие причины и создать общую схему океанической циркуляции.

В своей последней работе В. Б. Штокман [5] произвел математический анализ влияния ветра и рельефа дна (тем самым и береговой линии) на результирующую циркуляцию и распределение водных масс в некоем неоднородном океане. Взяв затем в качестве конкретного примера рельеф дна и систему ветров, характерные для северной Атлантики, В. Б. Штокман показал, что схемы циркуляции водных масс — вычисленная теоретически и полученная эмпирически в результате многочисленных наблюдений — дают отличное совпадение и первая вполне разъясняет вторую. Подобным образом можно вычислить систему циркуляции и для любой другой части океана, если нам известны рельеф дна и система ветров. Конечно, мы не можем рассчитывать на такую же простоту зависимостей в распределении в океане и жизненных явлений — они гораздо более сложны в своей структуре, а основных определяющих фактора не два, а значительно больше. Во всяком случае, можно выделить пять основных факторов, имеющих первостепенное

[1] Публикуемый доклад, прочитанный на заседании Всесоюзного гидробиологического общества, представляет собой дальнейшее развитие взглядов автора, изложенных в статье «О задачах, объекте и методе морской биогеографии», Зоологический журнал, т. XXVI, вып. 3, 1947.

значение в распределении жизни в океане: свет, пища, температура, субстрат и другие организмы. Столь же большое значение приобретает исторический момент, в силу чего генетически сходные фауны и флоры могут оказаться разъединенными громадными пространствами океана и суши и, наоборот, генетически разнородные — могут оказаться поставленными лицом друг к другу. Однако отмеченная большая сложность и комплексность явлений жизни в океане, по сравнению с процессами динамики водных масс, не устраняет возможности и не снимает необходимости свести громадное многообразие отдельных фактов к большим закономерностям, в массе частностей выявить «большой лик океана» и говорить о его биологической структуре. Такое построение может явиться очень полезной рабочей схемой, которая поможет в дальнейшем наметить правильные пути исследования, отделить наиболее важное от второстепенного, избегнуть излишней затраты сил и времени в трудных и дорогих исследованиях моря.

Меридиональная протяженность обоих больших океанов, некоторое сходство в их конфигурации, обособленность материковыми массивами друг от друга, большое сходство в циркуляции водной массы, распределении температуры и солености не только между двумя океанами, но и между северными и южными половинами каждого из них,— дают возможность (рис. 1) наметить как бы три плоскости симметрии в явлениях биотической и абиотической среды. Экваториальная плоскость (*I*) делит каждый из океанов на северную и южную части и представляет собой плоскость зеркальной симметрии. Другая плоскость (*III*), проходя в меридиональном направлении через центральные части американского и евразиатского материковых массивов, как бы выражает сходство в биологической структуре между обоими океанами. Эта плоскость есть плоскость двулучевой симметрии. Третья плоскость (*II*) разрезает каждый океан на две части — восточную и западную, и сходство между этими двумя частями есть сходство зеркального изображения, как и в экваториальной плоскости [2].

Это основное, принципиальное положение мы попытаемся иллюстрировать фактами, хотя пока еще располагаем далеко не достаточным материалом. Следует также иметь в виду, что симметричное расположение биологических явлений в мировом океане имеет немало ограничений. Различия в конфигурации дна, динамике водных масс и в распределении других основных факторов среды обуславливают развитие асимметричных явлений в биологической структуре океана, однако в океанической среде симметричное распределение жизненных явлений в рассмотренном выше плане выражено гораздо сильнее, чем в наземной среде, где преобладают, возможно, явления асимметрии.

Почти 100 лет назад зоологами было обращено внимание на явление, которому в дальнейшем было дано название биполярного распространения, под которым разумели наличие некоторых видов, а также и более крупных систематических групп растений и животных в холодных зонах северного и южного полушарий при отсутствии их в экваториальной полосе, т. е. определенного типа прерывистое распространение. В течение долгих лет явление биполярности продолжали рассматривать в таком весьма суженном толковании. Только в последнее время стали обращать внимание на гораздо более широкие и глубокие черты сходства в структуре жизненных явлений в северной и южной половинах Атлантического океана. Очень много для разработки этого интереснейшего явления дали наши исследователи Л. С. Берг [1] и К. М. Дерюгин [7]. Вместо биполярного распространения данное явление недавно

---

[2] Две меридиональные «плоскости» по совершенно понятным причинам могут быть названы плоскостями только условно.

предложено именовать органической полярностью (Уимпенни [4]), что также не может нас полностью удовлетворить, так как при таком названии явления мы акцентируем внимание на сходственных биологических явлениях в удаленных от экваториальной зоны частях океана, тогда как и эта последняя в равной мере должна входить в рассмотрение и составляет часть целостного явления. Поэтому я и полагаю, что данное явление следует называть явлением широтной симметрии в биологической структуре океана; тогда в него войдут все широтные зоны, в том числе и экваториальная. Следует также отметить, что биполярное географическое распространение занимает далеко не центральное положение среди других биологических явлений широтной симметрии, а скорее всего как раз побочное. Мы, пожалуй, не сможем найти ни одного массового биологического явле-

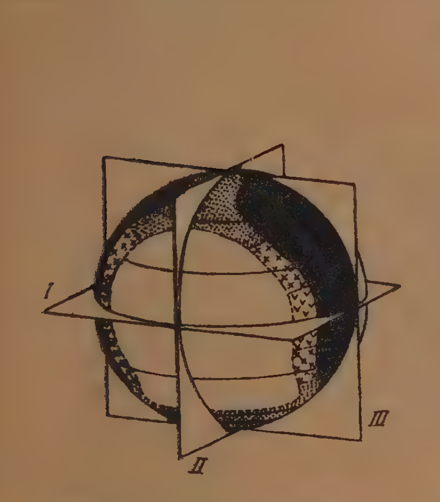

Рис. 1. Плоскости симметрии в биологической структуре океана

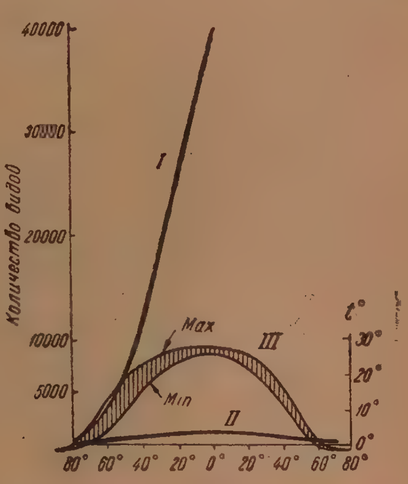

Рис. 2. Видовое разнообразие морских животных (I) и донных макрофитов (зеленые, бурые и красные водоросли) (II) на меридиональном разрезе через океан. III — температура и ее колебания на разных широтах

ния в океане, которое не укладывалось бы в закономерности широтной симметрии. Видовое обилие, систематический состав, количественное развитие, развитие личиночных стадий, биологические циклы, явление заботы о потомстве, темп роста и продолжительность жизни, отложение жира, характер скелета, структура пищевых цепей и многие другие показатели претерпевают определенные изменения, если продвигаться с севера на юг, и снова начинают повторяться в обратном порядке в южном полушарии.

Нужно при этом иметь в виду, что по температурному режиму в океане можно различать пять основных широтных зон: две приполярные с постоянными очень низкими температурами, пловучими льдами и полярной ночью, две умеренные с наиболее резкими сезонными колебаниями температуры и одну экваториальную с постоянными высокими температурами.

Чрезвычайно ярко выступают различия между разными широтными зонами океана по качественному разнообразию флоры и фауны. На рис. 2 это показано в виде кривых, причем использованы данные по качественному составу флоры и фауны разных морей, начиная с моря бр. Лаптевых с населяющими его 400 видами животных и кончая

Индомалайским архипелагом, где количество видов морских животных составляет не менее 40 000. Соответственно количество видов донных водорослей (зеленые, бурые и красные) вырастает от 40—50 до 860. Мы видим при этом, что животные дают гораздо более резкое различие (1 : 100), чем донные водоросли (1 : 20). Объяснить столь резко выступающее качественное богатство населения тепловодной зоны океана не так легко. Возможны, вообще говоря, следующие объяснения: более высокая температура, близкая к оптимуму для многих физиологических процессов, большее биотопическое разнообразие экваториальной зоны, особенно Индовестпацифики, вторичное похолодание зон высоких широт, обусловившее вымирание большей части фауны и флоры, и вторичное заселение умеренных и холодных зон океанов, имеющих, возможно, меньшую геологическую древность, нежели тропическая зона. Гораздо большее значение имеют, конечно, первая и вторая причины. Однако для ответа на этот вопрос требуется точный анализ чисел видового обилия и сопоставление последнего с колебаниями факторов внешней среды. Не лишено интереса также и то, что донные водоросли оказываются гораздо более эвритопными, нежели животные. Кривая, соответствующая видовому обилию животных, доведена на графике только до экватора, но нет никаких сомнений в том, что в южной части океана она дала бы обратный ход, если бы мы располагали нужным статистическим материалом для ее нанесения. Что касается донных водорослей, то для них кривая качественного разнообразия имет правильный характер, что можно видеть из данных, приведенных в таблице.

Количество видов водорослей в разных широтных зонах океана

Район	Количество видов водорослей			
	бурые	красные	зеленые	всего
Карское море	22	26	7	55
Берингов пролив	23	25	6	54
Баренцово море	69	71	32	172
Командорские о-ва	46	89	36	171
Японские о-ва	57	118	37	222
Средиземное море	93	267	63	423
Монтерей (Калифорния)	87	254	49	390
Малайский архипелаг	153	504	203	860
Новая Зеландия	88	390	24	502
Южная часть Ю. Америки	75	181	53	309
Антарктика	13	40	10	63

Не меньший интерес представляет и изменение состава населения океана на разных широтах. Как можно видеть из таблицы, три основных типа донных водорослей-макрофитов свойственны всем широтным зонам и различие замечается только в том, что в относительно холодных зонах больше бурых водорослей (40—43%) и меньше зеленых (12—13%), а в теплых — наоборот (18% и 24%). Относительное количество красных водорослей в холодных и теплых морях изменяется в малых пределах (46—58%). Если мы перейдем к более низким систематическим категориям, различия между населением холодных и теплых морей станут резче, и широтный эндемизм выступит сильнее. Так. порядок (отряд) Laminariales и семейство Fucaceae свойственны умеренным и холодным зонам, а семейство Sargassaceae, наоборот, теплым. Резкое преобладание в теплых морях дает семейство Corallinaceae и т. д. Если же мы возьмем роды и виды, то они в резко преобладающей массе подчиняются широтному эндемизму. То же самое можно видеть

и на примере животных. Среди типов мы не находим широтного эндемизма, однако он проявляется уже среди классов (Scyphozoa, Ctenophora, Priapuloidea, Cephalopoda, Pogonophora, Brachiopoda), довольно ярок среди отрядов, но особенно резко выражен в подотрядах, семействах и т. д.

За немногими исключениями отряд Madreporaria приурочен к тепловодной зоне и в Индовестпацифике включает 2500 видов. С этой же зоогеографической подобластью связаны 350 видов лилий группы Comatulida и около 6000 видов моллюсков. По обе стороны Центральной Америки в тропической зоне обитает 582 вида крабов. То же наблюдается и среди планктонных организмов — многочисленные представители Coccolithophoridae, Radiolaria, Peridineae, Siphonophorae, Pteropoda, Tunicata приурочены к тепловодным морям.

Характер и степень эндемичности населения различных широтных зон (рис. 3), ярко отражающие на себе явление широтной симметрии, представляют исключительный интерес и заслуживают самого внимательного анализа, который может дать основание суждению о формировании фаун разных широтных зон. Как было указано выше, качественное богатство тепловодной флоры и фауны и характер поширотного эндемизма систематических групп могут быть использованы для решения вопроса о древности и первичности обоих свойств и тем самым о древности и первичности флор и фаун холодных и умеренных зон. Если эти последние сформировались столь же давно, как и население тепловодной зоны, тогда следует отвергнуть допущение о вторичном заселении холодных зон или о вымирании части населения при похолодании вод частей океанов, расположенных в высоких широтах. Допущение вторичного заселения приходится отбросить уже потому, что значительно более изолированный арктический бассейн обладает, видимо, населением, не уступающим по качественному разнообразию водам Антарктики, широко открытой в сторону трех океанов. Во всяком случае, это несомненно для донных водорослей. Допущение это неприемлемо еще и потому, что эндемичные систематические группы высокого порядка — семейства, подотряды, отряды и даже классы — свойственны не только теплым морям, но и холодным. Среди донных водорослей это прежде всего Laminariales и Fucaceae, среди животных — классы Priapuloidea и Pogonophora, некоторые отряды иглокожих и еще более семейств в разных группах. Эндемизм этот несомненен, хотя и гораздо более беден, чем в тропической зоне, в соответствии с гораздо меньшим общим качественным богатством населения. Но если наше допущение верно, то качественное богатство флоры и фауны тропических морей следует относить за счет большего биотопического разнообразия

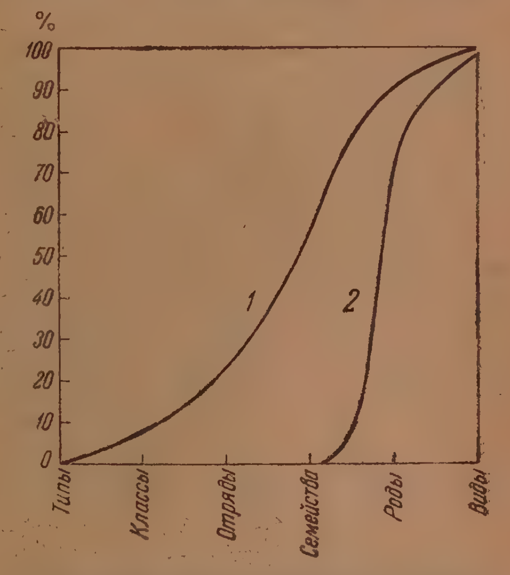

Рис. 3. Схематическое изображение степени поширотного эндемизма населения океана (1) и эндемизма амфиамериканских крабов (2)

и более высокой температуры, обуславливающих более энергичный процесс видообразования. Воздействие температуры на морские организмы, на скорость протекания всех жизненных процессов колоссально, но еще более удивительна различная степень термопатии у различных животных и неспособность большинства из них изменять границы своего жизненного температурного диапазона. Нам известно много морских организмов, не способных развиваться при температуре ниже 21°. Известно много и таких, которые существуют при температуре не выше — 1,5°. Многие из них сохраняют свой тип термопатии (в основном стенотермность) геологически долгие периоды (Portlandia arctica, коралловые рифообразователи). Это дает основание думать, что основным фактором, сохраняющим поширотную зональность распределения в течение чрезвычайно длительных периодов, является именно температура.

Следует, наконец, отметить то, что эндемичные классы и отряды резко преобладают среди более древних групп (Priapuloidea, Xiphosura, Tetrabranchiata, Echinodermata, Tunicata и др.). Все приведенные выше соображения дают как будто возможность относить формирование холодноводной фауны к столь же давним временам, что и тепловодной.

На приведенном выше рис. 3 для сравнения с кривой, характеризующей поширотный эндемизм океанической фауны, нанесена кривая, характеризующая эндемизм в фауне крабов тепловодной зоны по обе стороны от Центральной Америки. Согласно Экману (Ekman [8]), в этом ареале обитает 582 вида крабов, из которых только 12 видов (2%) общих. Среди 157 родов крабов 45 (29%) общих для обоих океанов. Эндемичные семейства отсутствуют. Окончательное соединение Америк относят ко второй половине третичного времени. Таким образом, за истекшее время дивергенция не создала семейств крабов, захватила роды только на 71%, а виды — на 98%. Сопоставление обеих кривых наглядно показывает, насколько поширотный эндемизм резче и, видимо, древнее.

Поширотные изменения в развитии биологических процессов и симметричное их расположение по обе стороны от экватора с неменьшей яркостью и правильностью проявляются на планктоне. В упомянутой нашей статье приводились карты Гентшеля и схема В. Г. Богорова, показывающие, что не только распределение плотности планктона, но и характер его годового цикла дают симметричный характер в северном и южном полушарии. Те же соотношения показаны на рис. 4, на котором выделены пять широтных зон, каждая с весьма типичными показателями. Приполярные области, вследствие длительно существующего ледяного покрова, всегда очень низкой температуры, неблагоприятного светового режима, малого количества питательных веществ и слабой вертикальной циркуляции (в области Арктики), не способствуют пышному развитию жизни — это зоны депрессии. Антарктическая приполярная зона очень узка вследствие наличия антарктического материка, арктическая — широка.

От обеих полярных зон в сторону экватора располагаются южная и северная зоны обильного развития жизни, при наиболее благоприятных условиях пищевого режима и отсутствии тормозящих моментов.

Вся экваториальная полоса, имеющая ширину около 80°, вследствие ограниченной вертикальной циркуляции, неблагоприятна для развития мощной пелагической жизни. Только у самого экватора по краям экваториального противотечения, в узких зонах дивергенции, вспыхивает более напряженная жизнь. Исключительно выразительны массовые миграции наиболее подвижных элементов населения пелагиали (рыбы, млекопитающие и некоторые другие) в теплое время года в политрофные зоны из тепловодной олиготрофной и обратное возвращение с наступлением зимнего похолодания в исходную зону, где и происходит размножение. Таким образом, организмы используют выгодные стороны

обеих зон — в одной происходит размножение и развитие молодых стадий, в другой — откорм и жирение.

Изменение температуры океана при продвижении в меридиональном направлении определяет и процесс продуцирования. На рис. 5 нанесены биомасса (*Б*) и продукция (*П*) для зообентоса и зоопланктона на раз-

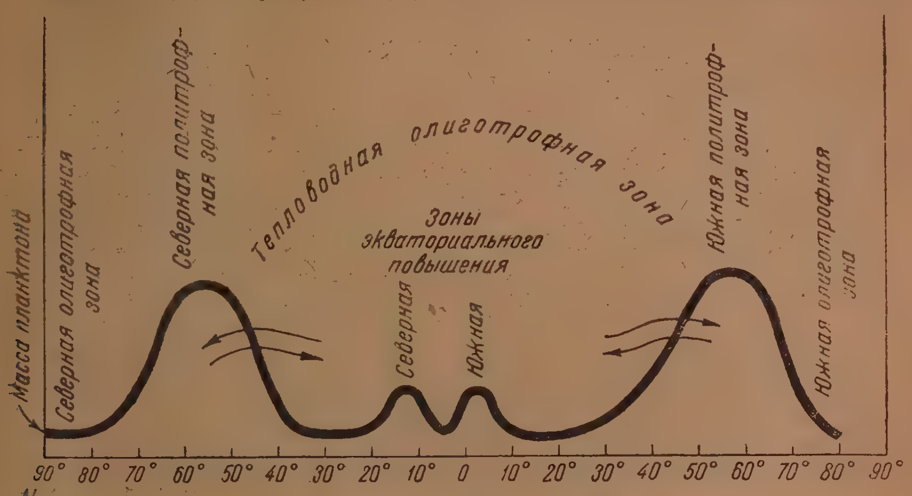

Рис. 4. Схема поширотного количественного распределения океанического планктона. Стрелками показано направление нерестово-кормовых миграций наиболее подвижных компонентов пелагиали

ной географической широте. Данные для Баренцова, Азовского и Каспийского морей более или менее достоверны, для тропических морей предположительны. Очевидно, данный график можно было бы продолжить за экваториальную зону в южное полушарие, в порядке симметричного убывания.

Явлениям биологического продуцирования можно было бы дать и другую характеристику (рис. 6), но, к сожалению, она дана только для одной точки океана, а именно для банки Георга (по атлантическому побережью США к востоку от Вудсхолла). Кларк (Clarke [6]) вычислил, что на 1 м² поверхности моря падает в течение дня 3 000 000 г-кал световой энергии. Фитопланктон поглощает из этой энергии 20 000—400 000 г-кал, зоопланктон — 9 600—57 000 г-кал. То количество рыбы, которое вылавливается на банке Георга в день, соответствует 1,6—1,7 г-кал на 1 м². По этим данным и построен наш график, причем точка, соответствующая рыбе, едва заметна; на нее показывает кончик стрелки. К сожалению, в данных Кларка отсутствует характеристика бентоса. Если бы подобные же данные имелись для разных широт, они дали бы особенно яркую характеристику

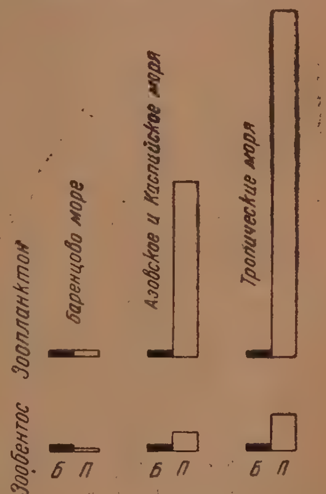

Рис. 5. Сопоставление биомассы (*Б*) и годовой продукции (*П*) для зоопланктона и зообентоса на разных широтных зонах. Биомасса принята за 100

использования солнечной энергии организмами моря и отлично уложились бы в схему поширотной симметрии. Некоторым основанием к такому допущению могут быть старые данные Ломанна, давшего сопо-

ставление Protophyta — Protozoa — Metazoa в планктоне. В северной Атлантике это соотношение оказалось 741 : 73 : 1, в тропической зоне — 458 : 24 : 1. Это соотношение нужно было бы пополнить еще тремя компонентами — бактериями, зообентосом и рыбой.

Чрезвычайно типична для пелагиали северной Атлантики довольно простая схема пищевых связей (рис. 7): протофиты и протозои служат пищей «калянусовому» планктону и частично более крупным ракообразным (Euphausiacea). Эти последние, в свою очередь, поедаются мелкой рыбой; следующая ступень — крупная рыба, китообразные и птицы. Совершенно сходны пищевые взаимоотношения и в умеренных зонах южного полушария. Не менее сходны пищевые связи и в неритической зоне (рис. 8). В качестве примера можно сравнить североатлантическую треску и южнотихоокеанского плоскоголовика (Neoplatycephalus), служащего объектом тралового промысла в южноавстралийских водах. Даже самые детальные схемы пищевых связей обеих рыб показывают замечательное сходство, причем отдельные компоненты в таксономическом отношении другие, а иногда относятся в совершенно разные систематические группы. В частности, плоскоголовик и треска принадлежат к разным подотрядам. Употребляя образное выражение, можно сказать, что актеры все разные, а пьеса одна и та же.

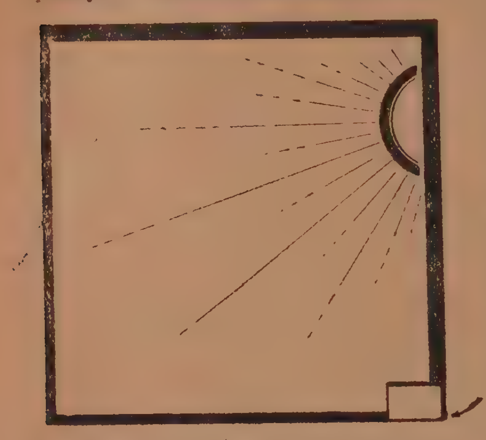

Рис. 6. Распределение энергии солнечного света, падающего на 1 м² поверхности моря (большой квадрат). Фито- и зоопланктон показаны двумя малыми квадратами. Вылавливаемая рыба помечена точкой, на которую указывает конец стрелки. (Составлено по данным Кларка для банки Георга)

Сколь широко и глубоко явление поширотной симметрии пронизывает биологическую структуру океана, покажут дальнейшие исследования, в настоящий же момент мы не можем сказать, что имеются крупные биологические явления, не подчиняющиеся этому обобщению.

Другая плоскость симметрии проходит в меридиональном направлении и делит каждый океан на восточную и западную части (рис. 1, *II*), имеющие много черт сходства в сходных широтных зонах, т. е. проявляющие симметрию зеркального отражения по отношению к указанной плоскости.

В первом приближении эти явления симметрии выражаются в том, что центральная масса вод дает приют обширному пелагиальному биоценозу со всеми свойственными ему и отчасти рассмотренными выше поширотными изменениями и в более глубоких слоях, вероятно, однородным абиссальным биоценозам — пелагическому и донному. По обе стороны от этих центральных частей океана располагаются неритические сгущения жизни с повторяющейся в вертикальном направлении зональностью, нарастанием массы организмов к верхним горизонтам, зональностью в распределении донных водорослей и, наконец, явлениями литоральной и супралиторальной жизни. Вполне подчиняется симметрии также и распределение явления биофильтра с его двумя формами — пелагической и донной — и основными носителями: в первой ракообразными, во второй — двустворчатыми моллюсками. Распределение скоплений организмов — биофильтраторов связано с динамикой океанических водных масс через систему распределения детрита. С распределением детрита связано также и размещение многих других донных

организмов. Так, на примере Баренцова моря удалось показать (Е. Турпаева), что в разных частях моря сосредотачиваются организмы соответственно их способности использовать для питания ту или иную форму состояния детрита в общей системе его распределения по водоему. И в данном случае на явления симметрии налегают асимметрические отклонения, обусловленные в конечном счете моментом вращения Земли, воздействующим на живое население океана через систему горизонтальных и вертикальных перемещений водных масс, в экваториальной зоне устремляющихся на запад, а в умеренных широтах пересекающих океан в обратном направлении. В результате температурные градиенты по западным сторонам океанов в зоне умеренных широт гораздо выше, чем

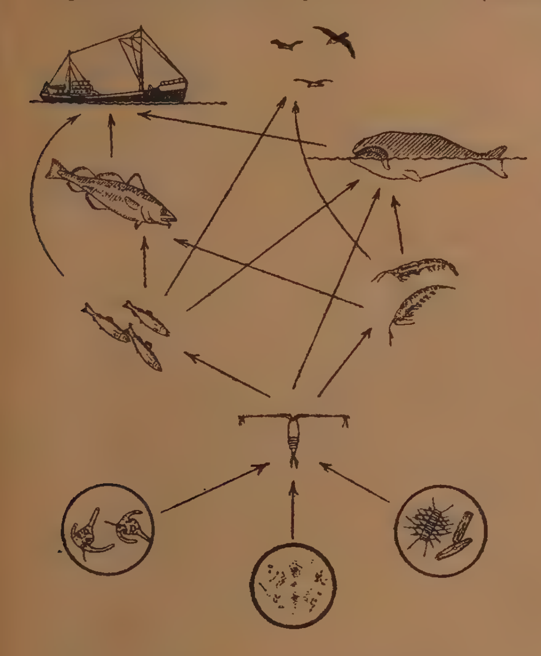

Рис. 7. Пищевые связи населения пелагиали северной части Атлантического океана

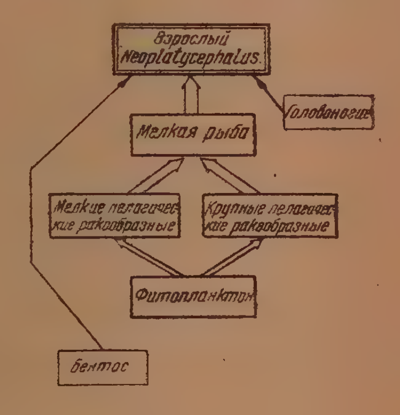

Рис. 8. Пищевые связи южноавстралийского плоскоголовика. (Составлено по данным Дэкина.)

по восточным, а в экваториальной — наоборот. В силу тех же основных причин восточные стороны океанов в южном полушарии гораздо более охлаждены, чем западные. Можно было бы привести еще много более мелких примеров, нарушающих полноту выражения явлений меридиональной асимметрии,— они несомненны; однако еще более ярки явления симметрии. Они давно уже подмечены морскими биологами, как одна из форм географического распространения, и получили название амфипацифического (Андриашев) распространения. Это же явление детально разобрано (Экман) со всеми чертами сходства и различия на примере четырех ныне разорванных тропических фаун. К сожалению, и в данном случае, так же как с явлением биполярности, внимание было обращено только на особенности географических ареалов. И в данном случае следует говорить не об амфиатлантическом распространении, а о меридиональной симметрии в биологических явлениях каждого океана.

Однако для уточнения всех этих положений пока почти отсутствуют более точные статистические данные. Можно прежде всего вспомнить старые мерреевские данные (рис. 9) об уменьшении качественного разнообразия донной жизни с глубиной для северной Атлантики. На кривой показано среднее количество видов в одном улове трала.

На количественном обилии падение с глубиной сказывается еще

более резко, чем на качественном разнообразии. В 1931 г. «Персеем» были получены две пробы дночерпателя на глубинах 800 и 1000 м к западу от о. Медвежьего на склонах дна Баренцова моря к глубинам Гренландского моря. В 1947 г. судно ПИНРО «Кашалот» в том же районе получило две пробы дночерпателя на глубинах 900 и 2000 м. Таким образом, советскими экспедициями получены количественные пробы с наибольших глубин. Используя эти четыре станции и обширные данные по количественному учету донной фауны Баренцова моря, мы могли вычертить кривую падения биомассы бентоса от Баренцова моря к большим глубинам Гренландского моря (рис. 10). На большой глубине биомасса падает до 2—1,5—1,3 г/м². Вероятно, с глубиной биомасса еще уменьшается. Последний график показывает, что высокие показатели биомассы сосредоточены на глубинах меньше 200 м. Гораздо тоньше слой воды, соответствующий наибольшему скоплению планкто-

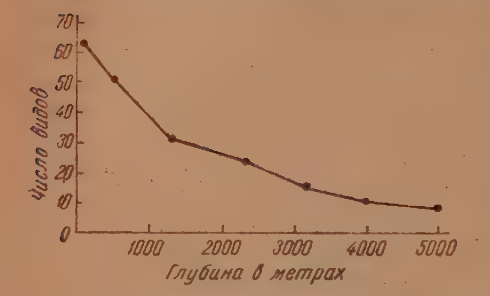

Рис. 9. Уменьшение качественного разнообразия донной фауны с глубиной. (Составлено по данным Меррея)

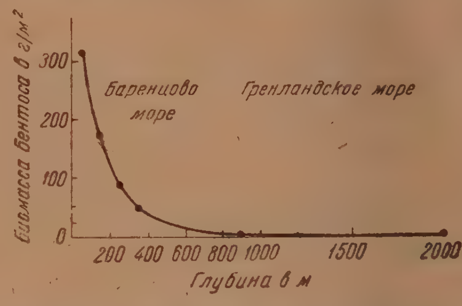

Рис. 10. Уменьшенье биомассы бентоса с глубиной на разрезе через Баренцево море к большим глубинам Гренландского моря

на. По данным Ломанна, в 50 поверхностных метрах воды Атлантического океана содержится 95% планктона всей пятитысячеметровой толщи. Так же и по В. А. Яшнову, в центральной части Арктического бассейна в верхних 50 метрах содержится 89% всего планктона (у обоих авторов — по числу экземпляров).

По тому разрезу, который изображен на рис. 11, можно наблюдать с нарастанием глубины не только качественное и количественное обеднение, но и изменение состава донного населения. До 400 м основные группы бентоса — двустворчатые моллюски, иглокожие и полихеты. На глубинах Гренландского моря преобладающие группы — сипункулиды, полихеты и ракообразные (Amphipoda и Isopoda).

Получение подобных же разрезов — профилей для различных других частей обоих побережий Атлантического океана имело бы громадный интерес, так как черты сходства и различия между обоими побережьями и между различными широтными зонами океана выступили бы тогда с наглядной ясностью.

Можно привести еще одну деталь распределения океанической флоры и фауны (рис. 12). Как известно, с уменьшением солености уменьшается и качественное разнообразие населения. Сопоставление обеднения флоры и фауны в наших морях — Белом, Черном, Азовском и Балтийском, если принять исходную для каждого этого моря флору и фауну полносоленых морей за 100, показывает, что качественное обеднение носит, по крайней мере для северной Атлантики, довольно правильный и однообразный характер. При этом убыль числа видов растений (донные водоросли — бурые, красные и зеленые) идет гораздо более медленным темпом. Обеднение фауны на 50% наступает при понижении солености примерно на 7‰, а у растений — на 17‰. Нару-

шение хода кривой для обеих групп населения в Азовском море (относительно большая убыль), вероятно, объясняется изменением солевого состава. Имеющиеся в литературе данные позволяют думать, что в тропической зоне аналогичная кривая даст резко отличный ход, так как проникновение морских организмов в опресненные воды в теплых зонах океана происходит гораздо энергичнее.

Третья плоскость симметрии, проходящая в меридиональном направлении через средние части материков (рис. 1, *III*), имеет двойственный характер. С одной стороны, как плоскость двулучевой симметрии, она отмечает симметрию биологических явлений при сравнении Атлантического и Тихого океанов. С другой стороны, как плоскость двусторонней симметрии, она отмечает симметрию биологических явлений

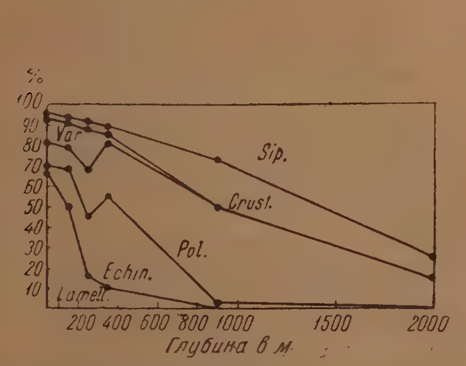

Рис. 11. Изменение состава бентоса с глубиной по тому же разрезу, что и на рис. 10. *Sip.* — сипункулиды, *Crust.* — ракообразные, *Pol.* — полихеты, *Var.* — другие группы, *Echin.* — иглокожие, *Lamell.* — двустворчатые моллюски

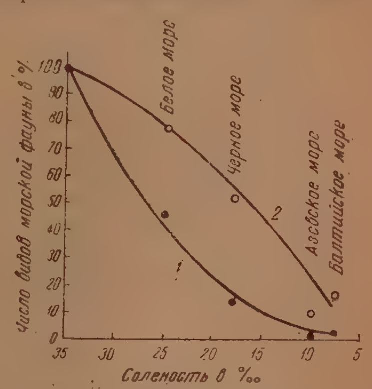

Рис. 12. Уменьшение видового разнообразия фауны (*1*) и флоры (*2*) с понижением солености во внутренних морях системы северной части Атлантического океана. Исходная морская фауна принята за 100

восточного побережья одного океана и западного другого. Поскольку сходство между обеими сторонами каждого океана несомненно, должно быть и сходство между близлежащими сторонами разных океанов.

Сходство биологических явлений в обоих океанах впервые отметил Л. С. Берг [2],— но также только на примере географического распространения некоторых морских организмов,— и дал ему название «амфибореального» распространения. А. М. Дьяконов [3] добавил к этому еще амфиарктическое распространение. Что касается сходства фаун двух прилежащих сторон разных океанов, то Экман для фаун, обитающих по обе стороны Центральной Америки, применил термин «амфиамериканский».

Все эти «амфи», к сожалению, затрагивают только вопросы географического распространения. Вопрос этот, при всем большом интересе, не представляет для развиваемой нами концепции главного значения. Важнее было бы установление сходств всего того круга биологических явлений, которые сейчас стоят в центре внимания биоокеанологов.

В качестве примера сходства биологических явлений в обоих океанах, комбинирующегося с явлением поширотной симметрии, мы приводили замечательное сходство пищевых соотношений атлантической трески и южноавстралийского плоскоголовика. На рис. 1 помечено распределение восьми основных неритических фаун. К ним можно добавить еще шесть аналогичных фаун в другом океане. При таком подразделении мы имеем 14 фаун, из которых в аспекте намеченных выше плоскостей симметрии и комбинаций между ними можно говорить

о трех квартетах сходных между собою фаун, соответствующих меридиональным плоскостям симметрии, трех таких же квартетах, соответствующих экваториальной плоскости симметрии, и двух фаунах высоких широт в той же системе симметрии. Именно на этом последнем сопоставлении базируется высказанная мною идея «большого плана» трансокеанических акклиматизаций по тем 62 основным путям, которые могут быть намечены в соответствии со сказанным выше. Следует отметить, что практика акклиматизационных мероприятий в отношении устриц и тихоокеанских лососей блестяще подтверждает теоретические обобщения.

Второй, еще более важный, выход в практику из изложенных теоретических построений, если они правильны, сводится к возможности перенесения системы хозяйственного использования с хорошо освоенного промыслом района на новый осваиваемый район, исходя из предположения, что в распределении массовых промысловых объектов в новом районе должны сказаться сходственные черты.

Основная идея настоящей статьи сводится к представлению о биологических явлениях, развертывающихся в океане, как о целостной системе, слагающейся в какой-то мере из сходственных частей, соответствующих сходственным географическим районам. Устанавливая между частями целого меру сходства и различия, мы подходим ближе и к пониманию целого — биологической структуры океана.

Все изложенное далеко не исчерпывает того громадного материала, который мог бы быть привлечен для иллюстрации; проблема в целом несомненно гораздо шире и глубже, чем те скромные рамки, в которые заключил ее автор. При всем том автор глубоко убежден, что рассмотрение в таком плане биологических явлений, развертывающихся в океане, должно дать большое теоретическое обобщение, систематизирующее все колоссальное многообразие явлений, и вместе с тем много исходных путей для наиболее успешного практического освоения сырьевых ресурсов наших морей.

Литература

1. Берг Л. С., Биполярное распространение организмов и ледниковая эпоха, Изв. АН, 1920.—2. Берг Л. С., Об амфибореальном (прерывистом) распространении морской фауны в северном полушарии, Изв. Геогр. об-ва, т. XVI, 1, 1934.— 3. Дьяконов А. М., Взаимоотношения арктической и тихоокеанской морских фаун на примере зоогеографического анализа иглокожих, Журн. общ. биол., VI, 2, 1945.— 4. Уимпенни Р. С., Органическая полярность с экологической и физиологической точек зрения, Успехи совр. биол., т. XIX, вып. 2, 1945.— 5. Штокман В. Б., Исследование влияния ветра и рельефа дна на результирующую циркуляцию и распределение масс в неоднородном океане или море, 1947 (рукопись).— 6. Clarke G., Dynamics of production in a marine area, Ecological Monographs, vol. XVI, No. 4, 1946.—7. Derjugin K., La distribution bipolaire des organismes marins, Bulletin de l'Institut oceanographique, 1927.—8. Ekman Sv., Tiergeographie des Meeres, 1935.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXVII 1948 ВЫП. 2

О ПИТАНИИ ПРЕСНОВОДНЫХ OSTRACODA

Е. С. ЛИПЕРОВСКАЯ

Кафедра гидробиологии института рыбной промышленности

Введение

Настоящая работа принадлежит к серии исследований в области трофодинамики водоемов, проводимых кафедрой гидробиологии Мосрыбвтуза под руководством проф. д-ра Н. С. Гаевской.

Обычно при количественных сборах бентоса Ostracoda недоучитываются. Но при применении специальной методики можно убедиться, что они встречаются в массовых количествах (Цееб [10], Мордухай-Болтовской [7]). Роль остракод в питании рыб признается многими авторами существенной (Остроумов, 1939, Панкратова [8], Воробьев [3], Чугунов [11]).

По вопросам питания остракод в литературе имеются лишь отрывочные указания Клиэ (Klie [14]), Вольфа (Wolf [19]), Вольгемута (Wohlgemuth [18]) о нахождении в кишечниках остракод водорослей (диатомовых, десмидиевых) и детрита.

Изучение питания остракод проводилось нами как методом вскрытия кишечников остракод, взятых из природных водоемов, так и методом кормления остракод в лабораторных условиях различными пищевыми объектами. Кроме того, в целях ревизии полученных количественных данных, для определения пищевых потребностей остракод был применен респирационный метод.

1. Питание остракод в природных водоемах

Материалом исследования послужили девять наиболее распространенных видов остракод, из них восемь пресноводных и один солоноватоводный: Heterocypris incongruens Ramdh, Cypris pubera (O. F. Müller), Notodromas monacha (O. F. Müller), Candona candida (O. F. Müller), Cyclocypris laevis G. W. Müller, Candona stagnalis G. O. Sars, Eucypris crassa (O. F. Müller), Dolerocypris fasciata (O. F. Müller), Cyprideis littoralis Brady.

При взятии проб применялся дночерпатель Экмана или скребок, реже — цилиндр Цееба.

Вскрытие кишечников производилось под бинокуляром; при этом рачок предварительно освобождался от раковинки. Содержимое кишечников просматривалось под микроскопом и сравнивалось с микронаселением грунта. Вскрытию и микроскопическому анализу было подвергнуто 210 экз. остракод. Результаты представлены в табл. 1.

В большинстве случаев в кишечниках остракод встречается большое количество водорослей. Обращает на себя внимание значительное число организмов, принадлежащих к компонентам обрастания. Например, у Eucypris crassa обильно встречаются Gomphonema, Vorticella, у Heterocypris incongruens встречаются гифы грибов, Ulotrix, Oscillatoria, даже гнилая древесина (табл. 1). В пище остракод встречаются также остатки животных. В кишечниках Cypris pubera, Heterocypris incongruens, Dolerocypris fasciata отмечено наличие остатков дафний и щетинок олигохет.

Правда, частота встречаемости остатков животных значительно уступает частоте встречаемости водорослей, как видно из табл. 2.

Таблица 1

Состав пищи остракод (по материалам вскрытия остракод из природных водоемов)

№ п/п.	Наименование вида	Колич. вскрытых экз.	Колич. водоемов	Содержимое кишечников
1	Heterocypris incongruens	100	5	Aphanocapsa, Navicula, Euglena, Trachelomonas, Lepocynclis, Scenedesmus, Chlamydomonas, Synedra, Ulotrix, Merismopedia, Oscillatoria, капли жира, гифы грибов, остатки дафний, щетинки олигохет, бактерии, песчинки, ил
2	Cypris pubera	28	3	Spirogyra, Conferva, Chlorella, Navicula
3	Notodromas monacha	10	1	Trachelomonas, Cosmarium, Scenedesmus, Eudorina, Merismopedia
4	Cyclocypris laevis	25	4	Diatomeae sp., измельченные остатки зеленых водорослей, оболочки нитчаток, ил
5	Eucypris crassa	5	1	Ulotrix, Cladophora, Conferva, Cosmarium, Chlorella, Cymbella, Navicula, Gomphonema, Chrisomonadina sp., Vorticella, ил
6	Dolerocypris fasciata	10	1	Ulotrix, Scenedesmus, Chlamydomonas, Diatomeae sp., оболочки нитчаток, остатки Cladocera, бактерии, остатки высших растений, песчинки, ил
7	Candona candida	13	2	Euglena, Closterium, Navicula, бактерии
8	Candona stagnalis	8	1	Ил
9	Cyprideis littoralis	22	6	Единично Diatomeae sp., ил

Все исследованые виды остракод можно распределить по преобладающему роду пищи на три группы: 1) планктоядные — Notodromas monacha, 2) илоядные — Cyprideis littoralis и Candona stagnalis, 3) всеядные — остальные шесть видов. У последних пищевой спектр довольно разнообразен: в состав их пищи входят и водоросли, и высшие растения, и животные, и ил.

Относительно N. monacha есть указания в литературе (Бронштейн, 1940) на присутствие у этого вида специфического всасывательного приспособления для питания нейстоном; при этом N. monacha может всасывать и планктонные организмы.

Таблица 2

Частота встречаемости различных видов пищи у Heterocypris incongruens (всего вскрыт 31 экз.)

Содержимое кишечников	Частота встречаемости	
	экз.	%
Scenedesmus	27	87
Ulotrix (зеленые нити или пустые оболочки)	24	77
Oscillatoria	20	64
Гифы грибов	6	19
Кусочки гнилой древесины	3	10
Споры, остатки семян растений	3	10
Остатки дафний, щетинки олигохет	8	26
Ил	15	48
Пустые кишечники	2	6

Применение цилиндра Цееба для взятия проб грунта дало возможность проследить, в каком слое питаются остракоды. Сравнивая состав организмов кишечников с составом населения грунта, мы убеждаемся в том, что остракоды заглатывают в большинстве случаев мелкие водоросли, обитающие в пелогенной пленке.

Сохранность водорослей в средней и задней кишке остракод различна; в средней кишке водоросли яркозеленые, а в задней — желтоватые с плазмолизированным протопластом, или же налицо только оболочки водорослей. Но при обилии пищи даже в задней кишке водоросли сохраняются зелеными и почти не переваренными.

Пища обычно попадает в кишечник в измельченном виде. Измельчаются не только нитчатки, но и такая мелкая форма, как Trachelomonas (до кусочков длиной в 3—5 μ). Но створки и оболочки диатомовых, длиной 20—80 μ, и десмидиевых, длиной 260 μ, и некоторые жгутиковые, длиной 50 μ, проходят сквозь кишечник целиком, хотя содержимое их переваривается.

Просчет количества водорослей в кишечниках Candona candida, наполненных Diatomacea, показал, что в среднем на один кишечник приходится 64, а максимально 181 экз. Navicula.

2. Питание остракод в экспериментальных условиях

А. Методика

Экспериментальная работа по питанию остракод проводилась с тремя видами: Heterocypris incongruens, Cypris pubera, Notodromas monacha.

Остракодам предлагались следующие пищевые организмы: I. Мелкие водоросли: 1) Chlorella, 2) Scenedesmus, 3) Ankistrodesmus, 4) Chlorogonium, 5) Navicula, 6) Trachelomonas, 7) Eudorina. (Водоросли Chlorella, Scenedesmus, Ankistrodesmus, Chlorogonium были даны из культур, выращенных в лаборатории. Остальные формы собирались в природных водоемах.) II. Простейшие: 1) Paramaecium caudatum. III. Бактерии: 1) Bacillus subtilis, 2) Bacillus coli, 3) бактериальная пленка с поверхности воды (состав бактерий не определялся). IV. Организмы на веточках и водорослях: 1) сапролегния, 2) диатомовые, 3) синезеленые, 4) зеленые, 5) Peritricha. V. Листья лугового клевера. VI. Нитчатые водоросли: 1) Spirogyra, 2) Oedogonium, 3) Ulotrix, 4) Cladophora. VII. Водные животные: 1) Daphnia magna, 2) Bosmina coregoni, 3) Chydorus sphaericus, 4) Keratella quadrata, 5) Tubifex tubifex, 6) Limnodrilus claparedeianus, 7) Dero limosa, 8) мальки карпа и линя, 9) уклея, 10) трупы мальков, 11) трупы моллюсков. VIII. Картофель и морковь.

Потребление пищи учитывалось счетным или весовым методом. Кроме того, просматривалось содержимое кишечников или фекалии. Методика количественных определений варьировала в зависимости от свойств различных пищевых объектов.

Учет потребленных нитчатых водорослей производился или путем измерения длины нитей до и после опыта, или путем взвешивания нитей. При продолжительных опытах ставился контроль для учета прироста размножающихся водорослей.

В опытах с инфузориями количество съеденной пищи определялось по счету, а пересчет на вес производился на основании данных Кальмуса (Kalmus [13]). Вносилась также поправка на размножение инфузорий в течение опыта.

В опытах с дафниями подсчитывалось количество съеденных особей, а пересчет на вес производился по таблицам Березиной [1]. Плотность посадки дафний в опытах варьировала. В опытах с олигохетами либо олигохеты взвешивались до и после опыта (сырой вес), либо подсчитывалось количество экземпляров, а вес одного экземпляра определялся отдельно. Сырой вес определялся взвешиванием в закрытом бюксе после обсушивания животных фильтровальной бумагой до исчезновения пятен, сухой вес — после сушки при 65° до постоянного веса. В опытах варьировала плотность посадки олигохет и остракод. Контролем служили голодающие остракоды без олигохет. В опытах с Dero limosa был поставлен также и второй контроль: сосуды с олигохетами без остракод. Необходимость второго контроля возникла в связи со способностью Dero limosa распадаться на различное количество отдельных особей.

Опыты с мальками были поставлены при варьирующей плотности остракод, в каждом опыте участвовало по одному мальку.

Опыты с поеданием трупов мальков продолжались в течение месяца. В каждый сосуд было посажено по 100 остракод и положен один труп малька. Через несколько дней, по мере поедания, пища возобновлялась. Учет съеденной пищи производился путем взвешивания трупов в бюксе. При помощи взвешивания контрольных экземпляров трупов мальков можно было внести поправку на изменение веса трупов за время опыта.

Для того чтобы иметь представление о соотношении суточного веса корма с весом остракод, мы произвели определение веса самок H. incongruens. Для определения сырого веса животные обсушивались фильтровальной бумагой до исчезновения влажных пятен и взвешивались с точностью до 0,001 г. Для определения сухого веса объект высушивался при 65° до постоянного веса с последующим охлаждением в эксикаторе.

При вычислении калорийности пищевых объектов была использована сводка Ивлева — Сковой (Ивлев [5]).

Желая проконтролировать цифры потребления пищи, полученные прямым экспериментальным методом, мы обратились к определению интенсивности дыхания остракод.

Дыхание остракод учитывалось путем измерения поглощения кислорода по микро-Винклеру. Для выдерживания подопытных животных применялись или сосудики Полякова [9], или обычные склянки с притертыми пробками на 25 см³, откуда сифоном отбиралась вода в пикнометры емкостью в 8 см³. Для титрования употреблялся $^1/_{200}$ N раствор гипосульфита. Отсчет на бюретке производился с точностью до 0,005 см³.

При применении такой методики ошибка определения не превышала 10%. Абсолютная величина ошибки была при этом порядка 10^{-6} мг O_2 на 1 экз. остракод.

Б. Результаты опытов

Опыты по поеданию бактерий были поставлены с Bacillus subtilis и Bacillus coli, а также с бактериальной пленкой (виды точно не определены) с поверхности воды аквариума. В кишечниках трех подопытных видов остракод были обнаружены сильно разбухшие палочки B. subtilis и B. coli, а пленка была измельчена остракодами; она содержалась в кишечниках и фекалиях в виде серой аморфной массы.

Предлагаемые в качестве пищи остракодам мелкие водоросли — Chlorella, Ankistrodesmus, Scenedesmus, Chlorogonium, Trachelomonas, Navicula, Cymbella — поедаются всеми тремя подопытными видами остракод. Trachelomonas при поедании измельчается так, что в кишечнике встречается до 80 обломков его оболочки размерами 3—5 μ.

Для опытов по кормлению остракод обростами были использованы обросты сапролегнии, водорослей и Peritricha на нитях Cladophora и веточках дерева. N. monacha не трогает обростов или же лишь слегка их повреждает. C. pubera и H. incongruens соскребают и поедают

обросты очень энергично. При этом они не выбирают пищу, а поедают все виды обростов подряд.

Опытами с C. pubera было установлено, что этот вид поедает листья клевера и луговых злаков, соскребая с них всю мякоть листа и оставляя только продольные жилки. Очевидно, в природных условиях C. pubera ранней весной на заливных лугах использует подобным же образом луговые травы, не имея в тот момент другой пищи.

Опыты по кормлению остракод нитчатыми водорослями (Spirogyra, Cladophora, Oedogonium) показали, что N. monacha совсем не поедает и даже не разгрызает нитчаток. Что касается видов C. pubera и H. incongruens, то они по отношению к нитчатым водорослям проявляют себя различно. C. pubera, обладая более мощным грызущим аппаратом, поедает все предложенные нитчатки. H. incongruens поедает спирогиру и эдогониум, но не поедает кладофору, имеющую, как известно, более толстую и плотную оболочку. H. incongruens только в отдельных случаях разгрызает кладофору. Количественные данные по потреблению спирогиры представлены в табл. 3 (опыты №№ 3, 4, 5 проводились 20. VI 1941, опыты № 9, 10 — 24. VI 1941, опыты №№ 13, 14, 15 — 26. VI 1941).

Таблица 3

Поедание Spirogyra

№ опыта	Вес спирогиры до опыта в г	Вес спирогиры после опыта в г	Потребление спирогиры в г	Продолжительность опыта, суток	Колич. остракод	Суточное потребление спирогиры в мг на 1 экз.
			Cypris pubera			
3	0,0680	0,0470	0,0210	4	20	0,269
4	0,0780	0,0560	0,0220	4	18	0,301
5	0,0654	0,0330	0,0324	4	20	0,405
9	0,1552	0,1198	0,0414	1	40	1,035
10	0,2000	0,1266	0,0730	2	40	0,910
					Среднее	0,584
			Heterocypris incongruens			
13	0,181	0,139	0,042	2	15	1,40
14	0,192	0,158	0,034	2	14	1,21
15	0,182	0,132	0,050	2	14	1,79
					Среднее	1,47

Среднее суточное потребление спирогиры составляет для C. pubera 0,584 мг (сырой вес), а для H. incongruens 1,47 мг. Потребление H. incongruens Oedogonium во много раз меньше, в среднем оно равно 0,07 мг (максимально 0,12 мг). Суточное потребление спирогиры H. incongruens составляет 240% от живого веса животного.

Инфузории поедаются всеми тремя подопытными видами остракод, но в различных количествах. Суточное потребление инфузорий на одну остракоду составляет в среднем: для H. incongruens — 280 экз., для C. pubera — 392 экз., для N. monacha — 98 экз.

Опыты с олигохетами представлены в табл. 4.

Остракоды поедают живых олигохет, превосходящих их собственные размеры в десятки раз (длина наиболее крупной из олигохет — Limnodrilus — 50 мм), но преимущественно нападают на слабо двигаю-

щихся, избегая при этом нападать на головной, подвижный конец их тела. После нанесения ранки остракоды кучками усаживаются на добычу и поедают ее до конца, постепенно разрыхляя ткани. В кишечниках остракод обнаружены остатки мускулатуры и щетинки олигохет.

Таблица 4

Суточное потребление H. incongruens олигохет при различной плотности посадки

№ опыта	Колич. опытов	Колич. подопытных животных		Плотность посадки в экз. на 1 м²		Средн. потребл. одной остракодой в мг на 1 экз.	
		олигохет	остракод	олигохет	остракод	без ила	в илу
1	4	10	10	3 900	3 900	0,47	—
1а	4	4	50	1 400	18 000	0,40	—
2	4	12	50	4 300	18 000	0,48	0
2а	4	15	50	5 400	18 000	0,32	0,05
3	4	100	250	39 000	89 300	—	0,06
					Среднее. . .	0,42	0,04

В опытах №№ 1, 1а, 2, 2а, несмотря на колебания плотности посадки олигохет от 1400 до 5400 экз. и остракод от 3900 до 18 000 экз. на 1 м², среднее суточное потребление олигохет одной остракодой не дает сильных отклонений и составляет в среднем 0,42 мг сырого веса, или 70% собственного веса остракод.

Учитывая природные условия обитания остракод, мы видоизменили условия опытов: в сосуд с олигохетами и остракодами был внесен слой ила толщиной 0,5—1 см. После внесения ила в опыте № 2 потребление олигохет снизилось до нуля. В опыте № 2а животные в начале опыта были помещены в ил, а затем пересажены в чистую воду; в этом опыте вначале потребление олигохет равно 0,05, а после перенесения в чистую воду возрастает до 0,32 мг.

В опыте № 3, в котором олигохеты находились в илу, несмотря на очень высокую плотность посадки и хищника, и жертвы, потребление олигохет осталось ничтожным, в среднем равным 0,06 мг.

Опыты с коловратками (Keratella quadrata) показали, что остракоды заглатывают коловраток. Панцыри последних проходят сквозь кишечники целиком, а внутреннее содержимое переваривается. Одна остракода может одновременно заглатывать до 20 коловраток. Суточное же потребление коловраток, вычисленное на основании трех опытов, составляет 40 экз.

Опыты с Bosmina (шесть опытов) дали отрицательные результаты: H. incongruens не поедает Bosmina.

Что касается Chydorus, то, наоборот, опыты показали, что H. incongruens поедает Chydorus, при этом измельчая его.

H. incongruens поедает дафний. В кишечниках H. incongruens обнаружены остатки дафний, измельченные до 49—330μ (произведено 14 измерений).

Наблюдением под лупой мы проследили, как остракоды нападают на живых дафний; они атакуют сначала антенны дафний, парализуя тем самым их движения, а затем умерщвляют дафнию, постепенно поедая ее тело.

Опыты по определению количественного потребления дафний производились в разных объемах воды и при разной плотности посадки. В часовых стеклах (с 3 см³ воды) дафнии быстро погибали, в то время как остракоды оставались живыми и поедали погибших дафний. Суточ-

ное потребление дафний в этих опытах равно девяти дафний на одну остракоду (среднее из четырех опытов). Опыты с нападением остракод на живых плавающих дафний производились в объемах воды в 10 и 50 см³. Здесь количественное потребление дафний зависит от плотности дафний по отношению к остракодам и от объема сосуда. Среднее из 20 опытов суточное потребление живых дафний на одну остракоду составляет одну дафнию.

3. Пищевые взаимоотношения между остракодами и мальками рыб

Опыты с дафниями, олигохетами и другими животными показали, что остракоды могут нападать на сравнительно крупных животных. Оказалось, что при известных условиях остракоды нападают и поедают мальков рыб.

В опыте от 10.VI. 1941 C. pubera были даны оплодотворенные икринки карпа. В течение суток икринки оставались нетронутыми, но на вторые сутки из них вывелись личинки, которые были очень быстро съедены остракодами. В другом опыте трехдневная личинка карпа, предложенная семи экземплярам H. incongruens, была повреждена ими после четырехчасовой борьбы и съедена затем в течение пяти часов.

Более крупные мальки, наоборот, поедают остракод. Мальки в возрасте одного месяца в наших опытах поедали в сутки по 10—15 остракод.

Между остракодами и подрастающими мальками существуют сложные взаимоотношения: в одних условиях мальки поедают остракод, а в других, наоборот, остракоды поедают мальков. Все зависит от плотности посадки животных. В целях выяснения этих взаимоотношений были поставлены опыты с поеданием H. incongruens мальков линя, в возрасте одного месяца. В каждом опыте участвовало по одному мальку (табл. 5).

Таблица 5

Взаимное поедание Heterocypris incongruens и мальков линя

Дата (1944 г.)	№ опыта	Объем воды в см³	Продолжительность опыта в сутках	Количество остракод: до опыта	после опыта: живых	после опыта: погибших	Результаты опыта: суточное потребление остракод на 1 малька	Результаты опыта: поедание мальков
18.VIII	1	50	1	3	3	—	—	—
18.VIII	2	50	1	10	10	—	—	—
24.VIII	3	150	2	50	51	—	—	—
24.VIII	4	150	2	75	74	—	—	—
24.VIII	5	150	2	100	76	—	12	—
18.VIII	6	300	1	195	181	—	14	—
24.VIII	7	150	2	200	143	—	28	—
28.VIII	8	150	3	200	10	10*	60	—
26.VIII	9	150	2	250	173	50*	13	Съедена брюшная часть
26.VIII	10	150	2	300	89	108*	50	—
23.VIII	11	150	2	300	Нет подсчета	—	—	Съедено все
26.VIII	12	150	2	350	334	30*	—	Съедено все, кроме остатков скелета
26.VIII	13	150	2	400	384	24*	—	Съедено все, кроме остатков скелета

* Погрешности подсчета в пределах нескольких экземпляров.

При небольших плотностях посадки — 75 остракод на одного малька — и остракоды, и мальки остаются нетронутыми в течение трехсуточного опыта. При повышении плотности посадки остракод до 100 на одного малька — мальки поедают 12 остракод в сутки. При плотности 200 остракод наступает переломный момент во взаимоотношениях: остракоды начинают нападать на мальков. Мы наблюдали в течение трех суток, как малек боролся с осаждавшими его остракодами; он съедал в сутки 60 остракод, но у него оказались поврежденными жабры. При дальнейшем повышении плотности до 300 остракод наблюдается обратное явление: остракоды ранят и поедают мальков (табл. 5).

Аналогичные результаты дали опыты с поеданием живой уклейки. В начале опыта уклейка поедала остракод, а на вторые сутки остракоды облепили уклейку, погрузили своей тяжестью ее на дно и съели до конца, оставив только скелет.

Описанные опыты характеризуют остракод как мелких стайных хищников, нападающих на крупную живую добычу, причем, как мы видим, численность стаи является решающим фактором в исходе борьбы.

Для вычисления суточного потребления остракодами мяса мальков H. incongruens были предложены трупы свежеубитых мальков. Среднее суточное потребление мяса мальков равняется 0,2 мг на одну остракоду. Учитывая указания, имеющиеся в литературе (Бронштейн) относительно поедания остракодами трупов различных животных, мы провели опыты по поеданию остракодами трупов мальков и трупов уклеи.

Остракоды поедают весь труп малька, за исключением позвонков и чешуи. Для того, чтобы учесть количественное потребление трупов, изменение веса поедаемых трупов было нанесено на график и по наклону полученных таким образом прямых было вычислено среднее суточное потребление пищи. Оно оказалось равным 0,2 мг на одну остракоду (сырой вес).

Опыты с поеданием трупов мальков линя дали несколько иные результаты: среднее суточное потребление трупов мальков линя равно 0,36 мг (сырой вес).

4. Пищевые потребности H. incongruens

Проведенные опыты по кормлению H. incongruens различными пищевыми объектами показали, что этот вид обладает весьма широким пищевым спектром. H. incongruens поедает почти все предлагаемые ему пищевые объекты (за исключением Bosmina).

Сопоставим между собой данные количественного учета потребляемой пищи (табл. 6).

В табл. 6 приводятся данные опытов, выраженные как в миллиграммах сырого веса пищи на 100 экз. остракод, или на 1 мг сырого веса остракод, так и в миллиграммах сухого веса пищи на 100 экз., или на 1 мг сухого веса остракод. Кроме того, вычислена калорийность съеденной пищи. При составлении табл. 6 мы приняли следующие коэффициенты отношения сырого веса к сухому: для Spirogyra — 30 (приблизительно по Зернову [4]); для Oedogonium — 25 (приблизительно по Зернову [4]); для Daphnia magna — 5,5 (из Мак-Артура и Байли, McArthur a. Baillie [16]); для Oligochaeta — 6 (из наших определений); для личинок карпа — 10 (приблизительно по Зернову [4] и Шеперклаус, Schäperclaus [17]); для мальков карпа и уклеи — 6 (приблизительно по Зернову [4] и Шеперклаус [17]).

Чтобы установить вес подопытных остракод, мы производили специальные определения. Взвешивались самки H. incongruens, средняя длина которых, согласно массовым измерениям, может быть принятой 1,55 мм. Средние веса 1 экз. равны: сырой вес — 0,615 мг, сухой вес — 0,125 мг. Отношение сырого веса к сухому составляет 4,9.

Суточное потребление пищи H. incongruens, выраженное в сыром весе пищи, колеблется в широких пределах: от 5 мг (потребление олигохет в илу) до 160 мг (потребление личинок карпа) на 100 экз.

Таблица 6

Суточное потребление пищи Heterocypris incongruens

Род пищи	Сырой вес пищи в мг		Сухой вес пищи в мг		Калорий		Автор определения калорийности
	на 100 экз.	на 1 мг сырого веса остракод	на 100 экз.	на 1 мг сухого веса остракод	на 1000 экз.	на 1 г сухого веса остракод	
Paramaecium	13	0,2	1,4	0,1	0,07	0,56	Кальмус
Spirogyra	147	2,4	4,9	0,4	0,19	1,52	Ивлев
Oedogonium	8	0,1	0,3	0,1	0,01	0,08	»
Oligochaeta без ила	42	0,7	7,0	0,6	0,31	2,48	»
Oligochaeta в илу	5	0,1	0,8	0,1	0,03	0,29	»
Daphnia magna	40	0,7	7,3	0,6	0,33	2,64	»
Личинки карпа	160	2,6	16,0	1,2	0,74	5,96	»
Мальки линя	20	0,3	3,3	0,3	0,15	1,23	»
Уклея	11	0,2	1,8	0,1	0,08	0,63	»
Труп малька линя	36	0,6	6,0	0,5	0,28	2,25	»
Труп малька карпа	20	0,3	3,3	0,3	0,15	1,23	»
Труп малька уклеи	9	0,1	1,5	0,1	0,07	0,56	»
Среднее по всем объектам	44	—	—	—	0,20	1,61	
Среднее выборочное	32	—	—	—	0,27	2,15	

остракод. Сравнительно большие колебания потребления различных пищевых объектов заставляют нас подробнее разобраться в отдельных опытах, прежде чем выводить среднее.

Потребление Spirogyra (147 мг) близко к потреблению личинок карпа.

Однако из-за большого процента воды спирогира не может дать высокой калорийности. Довольно высоко потребление Daphnia magna (40 мг) и олигохет, посаженных без ила (42 мг). Наоборот, олигохеты, зарывающиеся в ил, поедаются остракодами в незначительных количествах (5 мг). Низкое потребление Oedogonium (8 мг), повидимому, следует отнести за счет плотности его оболочек, так же как низкое потребление уклеи (11 мг), вероятно, связано с качеством мускульных волокон, слишком грубых для жевательного аппарата остракод. Мы склонны считать количество потребленных Paramaecium (13 мг) также преуменьшенным против средней суточной потребности в пище по той причине, что остракоды поглощают этот пищевой объект путем фильтрации, а таким способом они вообще не могут улавливать достаточно больших количеств пищи. Следовательно, величинами, наиболее приближающимися к истинной потребности в пище, для остракод можно считать количества потребления Oligochaeta без ила, Daphnia magna, мальков линя и карпа.

На основании этих данных мы выводим среднее выборочное, которое равно 32 мг сырого веса пищи на 100 экз. остракод. Калорийность среднего выборочного составляет 0,27 кал на 100 экз., или 2,15 кал на 1 г сухого вещества остракод.

Насколько полученная величина соответствует действительным пищевым потребностям остракод? С целью выяснить это, т. е. для проверки данных, полученных прямым экспериментальным путем, нами был, кроме того, применен респирационный метод, позволяющий по потреблению кислорода судить об интенсивности обмена остракод.

В табл. 7 приведены результаты 12 опытов. Пересчет данных на температуру 15° произведен по формуле экспоненциальной кривой; при этом коэффициент Q_{10} принят равным 1,81 (подробные расчеты и

Таблица 7

Интенсивность поглощения кислорода Heterocypris incongruens

Дата	Темп-ра °C	Поглощение O_2 одной особью в час		Примечание
		при темп-ре опыта (мг O_2)	перечисленное на темп-ру 15° (мг O_2)	
8.III.1944	11,0	$0{,}38 \cdot 10^{-4}$	$0{,}48 \cdot 10^{-4}$	juv. VI стадия
9.III.1944	11,0	$0{,}90 \cdot 10^{-4}$	$1{,}14 \cdot 10^{-4}$	» VII »
30.III.1944	11,5	$0{,}60 \cdot 10^{-4}$	$0{,}74 \cdot 10^{-4}$	» VII »
		Среднее . .	$0{,}94 \cdot 10^{-4}$	juv. VII стадия
26.II .1941	15,0	$3{,}29 \cdot 10^{-4}$	$3{,}29 \cdot 10^{-4}$	Исследовались ♀♀
28.II .1941	15,0	$3{,}03 \cdot 10^{-4}$	$3{,}03 \cdot 10^{-4}$	»
1.III.1944	15,7	$2{,}09 \cdot 10^{-4}$	$2{,}00 \cdot 10^{-4}$	»
3.III.1944	10,2	$1{,}77 \cdot 10^{-4}$	$2{,}35 \cdot 10^{-4}$	»
7.III.1944	9,8	$1{,}04 \cdot 10^{-4}$	$1{,}44 \cdot 10^{-4}$	»
8.III.1944	11,2	$1{,}68 \cdot 10^{-4}$	$2{,}23 \cdot 10^{-4}$	»
9.III.1944	11,0	$1{,}70 \cdot 10^{-4}$	$2{,}16 \cdot 10^{-4}$	»
24.III.1944	13,0	$0{,}92 \cdot 10^{-4}$	$1{,}03 \cdot 10^{-4}$	»
30.III.1944	12,0	$1{,}08 \cdot 10^{-4}$	$1{,}29 \cdot 10^{-4}$	»
		Среднее . .	$2{,}09 \cdot 10^{-4}$	♀♀

основания приведены в нашей предшествующей работе по интенсивности дыхания Cladocera [6]).

Результаты отдельных опытов дают сильные колебания: минимум $1{,}03 \cdot 10^{-4}$ и максимум $3{,}29 \cdot 10^{-4}$ мг O_2, несмотря на близкое схождение параллельных определений, где отклонения не превышают 10% (см. выше, «Методика»). Это показывает, что колебания зависят не от методики измерений, а от самой неустойчивости интенсивности дыхания. С таким же фактом встречались многие авторы, определявшие интенсивность дыхания и метаболизм различных животных. Так, по Крогу (Krogh [15]), метаболизм бабочки в момент полета превышает в 150 раз метаболизм в момент покоя.

Тем не менее мы считаем возможным оперировать с полученной нами средней потребления кислорода H. incongruens. Для половозрелых самок H. incongruens это среднее составляет $2{,}09 \cdot 10^{-4}$ мг O_2 на 1 экз. в час при 15°. Личинки же потребляют гораздо меньше кислорода на 1 экз., соответственно их мелким размерам.

Данные по интенсивности потребления кислорода остракодами, насколько нам известно, получены для этой группы впервые. Поэтому для сравнения мы можем использовать только данные по потреблению кислорода другими водными животными, например Cladocera. Daphnia longispina, по Щербакову [12], поглощает в час $1{,}18 \cdot 10^{-4}$ мг O_2 на 1 экз., Sida cristallina поглощает $0{,}93 \cdot 10^{-3}$ мг O_2, а Polyphemus pediculus 0, $89 \cdot 10^{-4}$ мг O_2 (по Липеровской). Оба автора определяли поглощение кислорода точно таким же методом, как это сделано в настоящей работе.

Интенсивность потребления кислорода остракодами оказывается величиной того же порядка, что и для Cladocera — тысячные доли миллиграмма.

Сравнение данных, полученных двумя различными методами — респирационным и прямым экспериментальным,— показывает следующую суточную калорийность потребленной пищи в калориях (табл. 8).

Таблица 8

Суточная калорийность пищи остракод

Метод исследования	На 1000 остракод	На 1 г сухого веса остракод
Прямой экспериментальный	0,27	2,15
Респирационный	0,017	0,13

Таким образом, прямой экспериментальный метод дает величины, больше чем в 16 раз превышающие величины, полученные респирационным методом. Даже такое минимальное потребление остракодами пищи, как потребление олигохет в илу, равное 5 мг сырого веса, дает превышение калорийности более чем в два раза. Это несоответствие определяется несколькими причинами. Наиболее существенными из них мне представляются следующие. Учитывая в наших опытах количество съеденной пищи, но не учитывая процента усвояемости, мы получаем, конечно, заведомо преувеличенные величины. При кормлении животных часть съеденной пищи неизменно уходит на избыточное потребление, так что сквозь кишечник проходит избыток пищи, причем чем больше предлагается остракодам, тем больший процент пищи остается не усвоенным.

Кроме того, условия эксперимента, в которых происходит определение потребления кислорода, несомненно, отличаются от природных условий, а именно: животные в опытах с дыханием ограничены объемом сосуда, находятся в состоянии голодания, не имеют возможности зарываться в грунт и т. д. Все это обусловливает расхождения между истинной величиной интенсивности обмена и величиной, найденной экспериментальным путем.

Выводы

1. В настоящей работе определены пищевой спекгр и пищевые потребности некоторых видов пресноводных остракод.

2. На материале девяти наиболее распространенных видов (Heterocypris incongruens, Cypris pubera, Notodromas monacha, Candona candida, Cyclocypris laevis, Candona stagnalis, Eucypris crassa, Dolerocypris fasciata, Cyprideis littoralis) путем вскрытия кишечников остракод, взятых из природных водоемов, установлен весьма разнообразный пищевой спектр остракод: в состав пищи входят различные растительные объекты, животные, трупы животных, ил.

3. В экспериментальных условиях исследовано питание трех видов остракод — Heterocypris incongruens, Cypris pubera, Notodromas monacha. В результате проведенных опытов выяснилось следующее: а) остракоды поедают предлагаемые им мелкие водоросли, бактерий, простейших; б) остракоды поедают отбросы водорослей и животных, счищая их своими конечностями с субстрата; в) остракоды поедают нитчатые водоросли, предварительно размельчая их на кусочки; при этом степень поедаемости различных нитчаток (были исследованы Cladophora, Oedogonium, Spirogyra) зависит, с одной стороны, от плотности оболочек нитчаток, а с другой — от мощности конечностей различных видов остракод; г) H. incongruens поедают живых дафний, хидорид, но отвергают босмин; д) H. incongruens поедают крупных живых олигохет, нападая на них стаями; е) H. incongruens, обычно, являясь пищей

мальков рыб, при известных условиях показывают себя врагами рыб, нападая на мальков карпа и линя и поедая их; это происходит при большой плотности популяции остракод по отношению к малькам или в тех случаях, когда мальки ослаблены и мало подвижны; ж) H. incongruens поедает трупы водных животных (мальков рыб, дафний).

4. Количественное потребление пищи видом H. incongruens определено для ряда пищевых объектов: Paramaecium, Spirogyra, Oedogonium, Oligochaeta (в различных экологических условиях), Daphnia magna, личинок карпа, мальков линя, уклеи, трупов мальков и трупов уклеи. Суточное потребление пищи, среднее выборочное, выраженное в миллиграммах сырого веса пищи на 100 экз. остракод, равно 32 мг. В калориях на 1 г сухого веса остракод это составляет 2,15 кал.

5. Пищевые потребности H. incongruens определены также респирационным методом. Для этого по микро-Винклеру измерено поглощение кислорода рачками, которое равно $2{,}09 \cdot 10^{-4}$ мг O_2 на 1 экз. остракод в час при 15°. Отсюда суточная пищевая потребность, выраженная в калориях, равна 0,13 кал. на 1 г сухого веса остракод.

6. Такое различие в количественных данных, полученных респирационным и прямым экспериментальным методом, можно отнести главным образом за счет избыточного потребления пищи, часть которой проходит через кишечник остракод непереваренной, а также за счет малой подвижности животных в опытах по дыханию.

Литература

1. Березина Н. А., Питание личинок стрекоз, Зоологический журнал, т. XXV, вып. 6, 1946. 2. Бронштейн З. С., Ракушковые раки (остракода), Жизнь пресных вод, т. I, 1941.— 3. Воробьев В., Питание леща Азовского моря, Зоологический журнал, т. XVI, вып. 1, 1937.— 4. Зернов С. А., Общая гидробиология, 1934.— 5. Ивлев В. С., Метод определения калорийности гидробиологических проб, Науч.-метод. зап. Гл. упр. по заповедн., вып. 5, 1939.—6. Липеровская Е. С., Интенсивность дыхания Cladocera, Сб. студ. научн. работ МГУ, зоол., бот., вып. XII, 1941.—7. Мордухай-Болтовский Ф. Д., Состав и распределение бентоса в Таганрогском заливе, Раб. Доно-Куб. научн. рыбо-хоз. ст., вып. 5, 1937.—8. Панкратова В. Я., Материалы по питанию рыб Аральского моря, Тр. Ар. отд. НИИРХ, т. IV, 1935.—9. Поляков Ю. Д., Прибор для измерения потребления кислорода мелкими водными животными, ДАН СССР, т. XIV, № 5, 1937.—10. Цееб, К методике количественного учета микрофауны пелогена в связи с применением ее на соленых озерах Крыма, Зоологический журнал, т. XVI, вып. 3, 1937.—11. Чугунов Н. Л., Изучение питания молоди рыб в Каспийско-Волжском районе, Тр. Астрах. лаб., III, 6, 1918.—12. Щербаков А. П., О поглощении кислорода некоторыми планктонными ракообразными, Тр. Лимнол. ст. в Косине, вып. 19, 1935.—13. Kalmus H., Paramaecium, 1931.—14. Klie W., Ostracoda, Tierw. N. u. Ostsee, L. 16, T. X. B, 1929.—15. Krogh A., The comparative physiology of respiratory mechanisms, 1941.—16. McArthur a. Baillie W. H. T., Metabolic activity and duration of life, J. Exp. Zool., vol. 53, 1929.—17. Schäperclaus W., Lehrbuch der Teichwirtschaft, Berlin, 1933.—18. Wohlgemuth R., Beobachtungen u. Untersuchungen über d. Biologie d. Süsswasserostracoden, Int. Rev. Hydrob., Biol., Suppl. zu Bd. 6, 1914.—19. Wolf J., Die Ostracoden d. Umgebung von Basel, Arch. f. Naturg., A. 85 (A. H. 3), 1929.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVII 1948 ВЫП. 2

О СООТНОШЕНИИ ОТРЯДОВ ВЫСШИХ НАСЕКОМЫХ В СВЯЗИ С ПРОИСХОЖДЕНИЕМ ПОЛЕТА

II. Разделение Pterygota на серии отрядов по высоте организации

Б. Н. ШВАНВИЧ

Ленинградский государственный университет и Ленинградский государственный педагогический институт им. Покровского

Со времени написания первой части настоящей работы [1] взгляды автора на данный вопрос несколько изменились. В связи с этим настоящей второй части работы предпосылаются некоторые вновь возникшие соображения, относящиеся к первой части.

1. В 1940 г. появилась работа Кларка по мускулатуре груди стрекоз. Согласно данным автора, крыловой мотор стрекоз представляет собой высокоспециализированное производное перекрестно-мышечного мотора прочих насекомых. Основных отличий два. Во-первых, продольная спинная мускулатура Chiastomyaria подвергается у стрекоз крайней редукции. Мощные продольные опускатели превращаются у них в ничтожные рудименты, которые, сохраняясь, например, у Anax в обоих крылоносных сегментах груди, совершенно исчезают из заднегруди в сем. Libellulidae. Эти мышцы описывает еще Полетаев (Poletaiew [7]), и хотя русский автор не дает их гомологизации, но существенно, что он отмечает бо́льшую степень их развития у личинок стрекоз по сравнению с имаго. Таким образом, даже в пределах стрекоз ряд 1) личинка — 2) Anax — 3) Libellulidae обнаруживает постепенную редукцию продольных спинных опускателей крыла. Во-вторых, так называемые плейральные крыловые мышцы в перекрестно-мышечном моторе служат для функционально весьма важного поворачивания крыла вокруг его продольной оси, а также для его складывания и всегда имеют небольшой размер. Согласно Кларку, эти мышцы становятся у стрекоз громадными и принимают на себя функцию опускания крыла, которая в перекрестно-мышечном моторе выполнялась упомянутой продольной спинной системой мышц. Таким образом, крыловая мускулатура стрекоз гомологична таковой прочих насекомых, но степень развития отдельных систем мышц в обеих сравниваемых группах глубоко различна.

В очевидной связи с редукцией продольных спинных мышц находится у стрекоз редукция их мезо- и метаторакальных тергитов и стернитов. Как известно, те и другие у стрекоз весьма малы и как бы замещены чрезвычайно разросшимися плейритами. Последние, в отличие от прочих насекомых, образуют бо̀льшую часть поверхности груди стрекоз, что мы можем связать с только что отмеченным развитием плейральной системы мышц. По сравнению с грудью других насекомых грудь (точнее птероторакс, т. е. крылоносная часть груди) стрекоз может быть названа микротергальной, микростернальной и мегаплейральной.

Таким образом, представляется несомненным, что прямомышечный крыловой мотор стрекоз происходит из перекрестно-мышечного мотора путем глубокой реорганизации последнего. Следовательно, нельзя согласиться с Мартыновым, что стрекозы являются древнекрылыми насеко-

мыми — Palaeoptera. Однако же Мартынов безусловно прав в том, что в отношении крылового аппарата стрекозы резко отличаются от всех других насекомых. Но отличаются, как мы видели, не в сторону примитивизма, а в сторону совершенно особой специализации, не встречающейся нигде более. Отметим еще здесь, что насколько можно судить по изображениям вымерших Palaeodictyoptera, эти формы имели хорошо развитые мезо- и метанотумы, откуда позволительно думать, что их продольные спинные мышцы крыла имели также сильное развитие; таким образом, например, широко известная Stenodictya lobata должна была иметь обычный перекрестно-мышечный, но не прямомышечный мотор типа стрекоз, с которыми Мартынов сближает отряд Palaeodictyoptera на основании предположений, уже рассмотренных в первой части настоящей работы.

2. В первой части настоящей работы приведен ряд доводов в пользу того, что отряд Coleoptera, который является, несомненно, заднемоторным, сближается, таким образом, с ортоптероидными группами. Все эти доводы, как нам кажется, остаются в силе, но вместе с тем жуки все же имеют ряд больших и общеизвестных отличий от прямокрылых. Отметим здесь лишь противоположность тенденций в эволюции общей формы тела. Среди прямокрылых s. l. очень сильна тенденция к удлинению туловища, которая у многих палочников, богомолов и некоторых Saltatoria достигает крайних степеней. Между тем для множества жуков из самых различных семейств характерно укорочение тела, которое у некоторых представителей становится почти шаровидным. Сильное удлинение тела, свойственное например семейству Brenthidae, является редкостью среди жуков. С другой стороны, тараканы, с которыми, как мы видели, генетически связывают жуков, характеризуются плоско-широким телом, которое иногда подвергается значительному укорочению и утолщению.

В общем, однако же, отличие между жуками и прочими заднемоторными отрядами кажутся бо́льшими, чем отличия между этими последними. Поэтому при сохранении прежнего состава подотдела Posteromotoria он разделен в настоящей статье на два комплекса: 1) Coleopteroidea, состоящий из отрядов Coleoptera и Strepsiptera, и 2) Orthopteroidea, включающий все остальные заднемоторные отряды (см. таблицу).

3. В дополнение к обоснованию группы Posteromotoria можно привести следующее. На препарате крыловой мускулатуры Locusta migratoria, любезно приготовленном сотрудником Института им. Павлова Т. С. Ивановой, видно, что как продольные спинные, так и дорсовентральные мышцы заднегруди этого насекомого заметно крупнее соответствующих мышц среднегруди, т. е. заднемоторное состояние выражено достаточно ясно.

4. В первой части настоящей работы говорилось, что ортоптероидный яйцеклад является для насекомых прототипической структурой, что его отсутствие во многих группах следует рассматривать как исчезновение. И действительно, у панорпы, где ортоптероидный яйцеклад считался отсутствующим, Грелль недавно (1942) обнаружил рудименты этого органа. С другой стороны, по Крамптону (Crampton [3]), рафидии, с которыми Мартынов сближал Hymenoptera, имеют типичный ортоптероидный яйцеклад. Таким образом, с одной стороны, данный орган найден у примитивных представителей панорпоидного комплекса, с другой — этот же факт устраняет наиболее существенное сомнение в правильности включения Hymenoptera в панорпоидный комплекс, которое было высказано ранее [1].

5. Форма таблицы отрядов отличается от первоначальной [1]. В ней, помимо уже указанного подразделения Posteromotoria на Coleopteroidea и Orthopteroidea, произведена некоторая перестановка — комплексы Panorpoidea и Hemipteroidea обменены местами, благодаря чему

комплексы Panorpoidea и Colepteroidea, т. е. все Holometabola, находятся вместе в середине таблицы, а Hemimetabola по ее краям. О некоторых других отличиях предлагаемой редакции таблицы от первоначальной сказано ниже.

Если на основании строения крылового мотора мы можем разделить насекомых на прямомышечные и перекрестномышечные группы и затем провести дальнейшее подразделение, показанное вертикальными столбцами таблицы, то эти последние разделены также горизонтальными линиями на три серии отрядов: Inferiores, Dealata и Superiores. Рассмотрим серии по отдельности.

1. Серия Inferiores

К Inferiores принадлежат стрекозы, поденки, Mecoptera, Neuroptera, ручейники, сеноеды, прямокрылые, тараканообразные, палочники и веснянки. Все они характеризуются общим примитивизмом организации, средними, реже крупными размерами тела, обычно небольшим видовым составом и небольшим количеством биологических типов в каждом из них.

Примитивизм организации выражается в следующем. Ротовой аппарат грызущего типа. Иногда он редуцируется (поденки, веснянки), иногда довольно сильно видоизменяется (личинки стрекоз, личинки Neuroptera planipennia), но тенденция к развитию непарного хоботка или слаба (ручейники), или находится в начале своего развития (Mecoptera). Для груди характерен двумоторный крыловой аппарат, большей частью полная гомономность его мышечных компонентов (стрекозы, Mecoptera, Neuroptera, веснянки); различия между передним и задним крылом нередко почти отсутствуют (стрекозы, Mecoptera, большинство Neuroptera, многие ручейники) или не особенно резки, иногда все три сегмента груди в значительной мере гомономны (веснянки). Совершенный полет встречается только среди стрекоз, а у прочих он большей частью слаб или тяжел. Брюшко почти у всех Inferiores длинное, более или менее волочащееся, его сегменты весьма гомогенны, оно нередко несет членистые церки, иногда очень длинные (поденки, веснянки). Копулятивные придатки самца иногда сохраняют парное строение или следы его (поденки, уховертки) и тогда самка имеет правое и левое половые отверстия (поденки). Общий характер скелета Inferiores элементарен, отсутствует «пригнанность» склеритов друг к другу, столь характерная для высших групп. Метаморфоз неполный у всех, за исключением Mecoptera и Neuroptera.

Правда, встречаются и высокоспециализированные структуры, как, например, звуковые аппараты Saltatoria, генитальная камера тараканообразных, хватательные и роющие ноги богомолов и медведок resp., развитие глаз в ущерб антеннам у стрекоз и поденок, далеко идущая специализация груди у стрекоз и вторичный копулятивный аппарат у их самцов. Все эти и некоторые другие структуры носят характер отдельных признаков, не меняющих общего примитивизма их обладателей.

Видовой состав отрядов Inferiores в большинстве случаев исчисляется сотнями или немногими тысячами видов[1]. Так, стрекоз насчитывается 3500 видов, поденок 1000, Neuroptera 4000, Mecoptera 500, сеноедов 800, веснянок 700, уховерток 100, тараканов и богомолов 3700 и лишь у Orthoptera saltatoria число видов достигает 10 000. В некоторой мере, но не вполне, небольшому числу видов соответствует и небольшое число биологических типов внутри отрядов. Так, веснянки состоят всего из одного семейства, отряды уховерток и сеноедов — каждый из двух.

[1] Приводимые ниже цифровые данные о числе видов и семейств заимствованы главным образом из руководств Иммса [4] и Вебера [8].

Поденки более разнообразны по биологии своих личинок (обитатели равнинных и горных водоемов); стрекозы дают два главных биологических типа — Anisoptera, с их сильным и продолжительным полетом, и Zygoptera, летающие слабее и менее охотно. Blattoptera, включая тараканов и богомолов, дают два главных биологических типа — полифагов и хищников; ручейники довольно разнообразны по биологии личинок и по ротовому аппарату взрослых. Значительно богаче собственно прямокрылые (Orthoptera), среди которых есть прыгающие, роющие, стрекочущие, мигрирующие и высококриптические формы. Это находит себе выражение в разделении Orthoptera на несколько подотрядов и много семейств и связано с большим числом видов, которое является максимальным для Inferiores. Несколько особняком в этом отношении стоят Neuroptera, которые при малом числе видов (4000) делятся на подотряды Megaloptera, Rhaphidides и Planipennia, нередко считаемые за отряды и дающие большое биологическое разнообразие. Достаточно назвать такие формы, как бабочковидная Nemoptera, богомолообразная Mantispa, стрекозовидный Ascalaphus, а также муравьиные львы, хризопы, рафидии и т. д. Но общий примитивизм в их строении сохраняется.

Таким образом, отряды данной серии отличаются в общем примитивизмом строения и незначительным у большинства из них развитием адаптивной радиации. Следовательно, квалификация их как Inferiores оправдывается.

2. Серия Dealata

Рассмотрим теперь серию Dealata, которая ранее [1] была обозначена как Uniformes и к которой отнесены блохи, пухоеды, вши, трипсы, эмбии, термиты и веерокрылые. Все эти группы мелки, имеют небольшое число видов, в общем примитивны и обнаруживают каждая свое направление адаптации, заходящее далеко, но связанное с редукциями.

Малый размер тела рассматриваемых групп характерен. Хотя вопрос о прототипической величине тела насекомых неясен, но несомненно, что размер тела человеческой блохи (2,5—4 мм) или овсяного трипса (0,9 мм) есть результат регресса. В пользу этого говорит и то, что, например, у трипсов собственно крыловая пластинка составляет лишь часть общей гребной поверхности, тогда как бо́льшая часть последней образована каймой краевых волосков и число жилок тоже сильно уменьшено. Оба признака, несомненно, являются результатом уменьшения крыла, а следовательно, и всего тела, и встречаются также и у других очень мелких насекомых (моли, мелкие наездники). Пухоед Laemobothrium titan, имеющий 14 мм длины, или некоторые индо-малайские трипсы, достигающие 1 см, являются гигантами для своих отрядов, тогда как, например, для прямокрылых такая величина тела рассматривается как малая. Среди Dealata наиболее крупны термиты, у которых половозрелые самки достигают 9 см длины. Это, однако, вызывается разрастанием яичника, а в общем термиты являются мелкими насекомыми. Для серии Dealata характерно также малое число видов в ее отрядах. Блох насчитывается около 1000 видов, пухоедов и вшей 2200, трипсов 1500, эмбий 600, термитов 2600, веерокрылых 170. Таким образом, по видовому составу они уступают даже серии Inferiores.

Общее строение тела Dealata безусловно примитивно. Как грудь, так и брюшко отличаются почти у всех гомономной сегментацией, что особенно усиливается при отсутствии крыльев. Крылья совершенно отсутствуют у блох, вшей, пухоедов, бескрылое состояние обычно у эмбий и трипсов, даже в пределах внутривидовой изменчивости, у веерокрылых крылаты только самцы, у термитов крылья сохраняют, и то временно, только половые особи. Все это придает представителям Dealata личинко-

образную внешность. Если крылья у них и есть, то обе пары в большинстве случаев одинаковы (эмбии, трипсы, термиты). Только веерокрылые стоят в этом отношении особняком, к чему мы вернемся ниже. Метаморфоз у всех Dealata неполный, за исключением блох и веерокрылых; некоторое приближение к полному обнаруживают трипсы. Таким образом, общий морфологический характер рассматриваемых отрядов является безусловно примитивным.

Однако на этом примитивном фоне каждый отряд дает ту или иную резко выраженную специализацию. Так блохи, вши и пухоеды сделались паразитами теплокровных. Они утратили крылья, их тело сплюснуто латерально (блохи) или дорсовентрально (вши, пухоеды). У блох развилась безусловно адаптивная способность к прыжкам, для вшей наоборот характерны прицепные ноги и уклон к сидячему образу жизни. Ротовые аппараты блох и вшей превращены в колющие хоботки совершенчо особых типов. Ротовой аппарат пухоедов, оставаясь грызущим, приспособлен к обхватыванию волоса хозяина (Trichodectes). Есть и ряд других особенностей, которые показывают, что все эти формы далеко ушли по путям паразитической адаптации. В то же время каждый из этих отрядов дает почти всегда по одному биологическому типу. У Aphaniptera можно отметить в качестве второго типа лишь формы, переходящие к прикрепленному образу жизни (Sarcopsylla, Tunga), у вшей заслуживает внимания живущий на слоне род Haematomyzus, с его сверлящим ротовым аппаратом. Таким образом, несомнено, что в этих трех отрядах специализация узка, эволюция ушла далеко, но в значительной мере регрессивна, адаптивная радиация незначительна. Это находит себе выражение и в слабом систематическом подразделении их: пухоеды делятся на два семейства, вши на четыре, блохи состоят из одного.

Трипсы при общем примитивизме также обнаруживают сильную специализацию. Их колющий ротовой аппарат конструктивно напоминает хоботок Hemiptera, но его единственная в своем роде особенность состоит в асимметрии: левая мандибула нормально развита, но правая рудиментарна (Terebrantia) или отсутствует (Tubulifera), с чем связана сильная асимметрия лобной области и клипеуса. Асимметрия в скелетно-мышечном аппарате насекомых вообще редка, но для головы трипсов она является правилом. Не менее своеобразна нога трипсов с ее присасывательным пузырьком на конце укороченной лапки. Среди трипсов есть хищные формы (Aeolothrips), но большинство растительноядно, и, несмотря на подразделение на подотряды Terebrantia (с яйцекладом) и Tubulifera (без яйцеклада), весь отряд является однотипным.

Еще более однотипна маленькая группа эмбий (Embioptera). Их односторонняя специализация заключается в присутствии прядильных желез в первом членике передней лапки — локализация, не встречающаяся у других насекомых. Железы функционируют во взрослом состоянии, что также необычно и встречается лишь у червецов и сеноедов.

Термиты (Isoptera) в отношении развития общественной жизни, сложности построек и полиморфизма особей не менее замечательны, чем общественные перепончатокрылые. Общественная жизнь и является основным направлением специализации термитов. Будучи чрезвычайно сложной и обнаруживая видовые различия, она все же в общем развивается по одной схеме. Структурных специализаций у термитов немного (фронтальная железа), в соответствии с чем отряд делится всего на три семейства [1]. Морфологически они весьма примитивны, грудь и брюшко гомономны, крылья одинаковы. Редукция, кроме крыльев, распространяется у подземных видов на глаза. В общем термиты отвечают понятию однотипной группы.

Веерокрылые (Strepsiptera) — очень маленькая группа с единственным направлением специализации: червеобразная, лишенная придатков

самка паразитирует в теле Hymenoptera и Hemiptera, самец летает. Задние крылья широки и веерообразны, передние превращены в жужжальца, грудь резко гетерономна — заднегрудь очень велика, среднегрудь и переднегрудь малы. Так как, кроме того, антенны самца устроены сложно, ротовой аппарат изменен и глаза очень сильно развиты, то говорить о примитивизме этого отряда трудно и, быть может, следовало бы перенести его в серию Superiores. Но, с другой стороны, веерокрылые, несомненно, специализированы узко, их виды малочисленны и мы оставляем их среди Dealata.

Малое количество биологических типов в данной серии отрядов делает последние однотипными или близкими к такому состоянию. Это и послужило основанием к первоначально предложенному [1] для серии наименованию Uniformes. Однако же сильнейшая тенденция к утрате крыльев является пожалуй еще более характерной и служит основанием для вновь предлагаемого термина «Dealata», т. е. «утратившие крылья».

3. Серия Superiores

Серия Superiores состоит из пяти отрядов: Hymenoptera, Lepidoptera, Diptera, Hemiptera и Coleoptera. Все это, несомненно, самые высшие группы в классе насекомых, ибо они отличаются максимальной морфологической и функциональной специализацией, громадным видовым составом и чрезвычайным богатством биологических типов. Что касается числа видов, то Hymenoptera насчитывается 85 000 видов, бабочек 140 000, двукрылых 85 000, полужесткокрылых 40 000 и жуков 250 000 — цифры, далеко превосходящие сотни и немногие тысячи видов Inferiores и Dealata. Они, несомненно, показательны, ибо большое число видов достигается лишь в процветающих группах, достаточно пластичных в приспособлении к разнообразным типам среды. В то же время виды, составляющие отряды Superiores, отнюдь не монотипичны [1], но дают в каждом отряде широкое морфологическое и биологическое разнообразие. Остановимся вкратце на каждом из пяти отрядов.

А. Перепончатокрылые

Перепончатокрылые (Hymenoptera) отличаются чрезвычайной высотой морфологической специализации. Их ротовой аппарат, правда, ближе к грызущему, чем хоботки других отрядов, но тем не менее очень совершенен. Грудь подверглась у большинства форм глубоким перестройкам: во-первых, в связи с преобладанием переднего крыла; во-вторых, часть переднегруди начинает функционально объединяться с головой; в-третьих, в связи с развитием жала, между первым и вторым сегментами брюшка появляется подвижное сочленение и резкое сужение — стебелек, а первый сегмент брюшка присоединяется к груди; в-четвертых, жилкование крыльев чрезвычайно далеко уклоняется от общей схемы. Сильная гетерономность появляется у многих форм в оставшихся свободными сегментах брюшка. Например, у пчел его задние сегменты впячиваются внутрь тела, превращаясь во вспомогательные части жала. Развивается несколько весьма совершенных рабочих аппаратов, как, например, собирательные ноги пчел, несколько модификаций ортоптероидного яйцеклада, который превращается то в пилу, то в сверло, то в жало. Полет у многих пчел и ос отличается большой быстротой и силой. Весь наружный скелет Hymenoptera отличается плотностью сочленений при сохранении их гибкости и подвижности.

С высокой морфологической специализацией соединено общеизвестное биологическое разнообразие, направленное главным образом в сторону заботы о потомстве. В отношении сложности и разнообразия поведения перепончатокрылые, несомненно, стоят далеко впереди всех дру-

гих отрядов. Напомним лишь столь различные группы, как пилильщики, наездники, орехотворки, муравьи, общественные и одиночные осы и пчелы. В каждой из этих больших групп есть ряд семейств и много родов, нередко сильно различающихся морфологически и биологически. Достаточно указать, что в состав отряда входит около 25 семейств, причем, например, семейство пчелиных распадается на девять хорошо обоснованных подсемейств. Однакоже эволюция Hymenoptera развертывается почти исключительно на суше, и связи с водой у них незначительны (водные наездники).

Б. Чешуекрылые

Бабочки (Lepidoptera) эволюционировали в совершенно ином направлении. В отношении поведения они, конечно, не могут равняться с Hymenoptera; образ жизни и их личинок, и взрослых довольно стереотипен — питание преимуществено нектаром в имагинальной фазе и зеленым листом в личиночной. Морфологически для них характерен хоботок, который более специализирован, нежели таковой Hymenoptera. Но главное развитие полиморфической эволюции связано у них с крылом. Максимальная для насекомых площадь крыла приближает полет некоторых бабочек к полету птиц с его относительно редкими ударами крыльев. Крыловой мотор характеризуется преобладанием своего переднего компонента — среднегрудь крупнее заднегруди. Характерно укрепление грудной капсулы при помощи добавочного эндоскелета и расширение ее состава посредством приращения кокс к ее сегментам. Формы крыла разнообразны, многие из них не находят себе параллелей в других отрядах. С другой стороны, главным образом на крыле развивается у бабочек окраска. Она дает непревзойденное богатство типов, как криптических, так и демонстративных, и чрезвычайную структурную и морфологическую сложность многих из них. Криптизм свойственен также едва ли не большинству гусениц и многим куколкам. Эволюция окраски, несомненно, продвинулась у бабочек гораздо дальше, чем у всех остальных насекомых. Связь бабочек с водой слаба и ограничивается немногими водными гусеницами. Систематически чешуекрылые глубоко разветвлены и делятся по крайней мере на 28 семейств, на несколько подсемейств и на два подотряда. Все это вполне позволяет отнести их в серию Superiores.

В. Двукрылые

Двукрылые (Diptera), быть может, являются вообще самым высокоорганизованным отрядом насекомых. Их ротовой аппарат имеет совершенно особый характер, ибо он развивается в нескольких различных направлениях; некоторые типы их хоботка по сложности и совершенству конструкции превосходят вообще все, что известно для скелетно-мышечных аппаратов насекомых (Glossina, Musca). Антеромоторизм выражен у двукрылых максимально — заднее крыло перестает функционировать как орган движения, в связи с чем преобладание среднегруди и перестройки ее склеритов очень сильны. Полет у многих двукрылых достигает чрезвычайной силы и быстроты — нередки случаи стоячего полета. Брюшко у мух резко гетерономно, его передние сегменты нередко редуцируются, задние у самок мух образуют телескопический яйцеклад, а у самцов, например комаров, поворачиваются вокруг продольной оси тела на 180°.

Биологическое разнообразие двукрылых очень велико. Большое место занимает у них использование отбросов (экскременты, трупы), но многие виды используют цветы, есть также хищники, кровососущие формы и паразиты, как беспозвоночных, так и позвоночных. Связи с позвоночными глубоки, ибо ряд видов переносит болезнетворных простейших,

которые проходят в их теле часть своего цикла размножения (анофелес, москит, муха цеце). Водная среда широко используется личинками и куколками двукрылых, у которых появилось множество приспособлений для дыхания атмосферным воздухом в воде. Важнейшим признаком высоты организации двукрылых служит быстрота онтогенеза — многие виды дают по нескольку поколений в год. Систематическое разветвление Diptera выражается в наличии 37 семейств и четырех подотрядов.

Г. Полужесткокрылые

Полужесткокрылые (Hemiptera) характеризуются колющим хоботком, который, в противоположность двукрылым, остается во всем отряде почти неизменным, несмотря на большое пищевое разнообразие. В груди резко преобладает передний мотор, сцепочный аппарат крыльев бывает хорошо развит, у самцов червецов заднее крыло рудиментарно. Сегменты брюшка у многих форм гетерономны. Плотность сочленений наружного скелета нередко напоминает жуков. Биологическое разнообразие Hemiptera громадно. Преобладают сухопутные растительноядные виды, есть много пресноводных и хищных, есть кровососущие и даже океанические формы (Halobates). В отличие от водных Lepidoptera и Diptera, водные Hemiptera проводят в воде не только личиночную, но и взрослую фазы. Наиболее своеобразным приспособлением является использование поверхностной пленки воды как биотопа, свойственное водомеркам. Сложнейшие формы чередования поколений и перемены растительных хозяев у тлей единственны в своем роде. Подразделение на два подотряда и на 47 семейств наглядно показывает степень адаптивной радиации Hemiptera.

Д. Жуки

Жуки (Coleoptera) — единственный заднемоторный отряд среди Superiores. В последнее время указывается, что элитра совершает колебания, синхронные с таковыми заднего крыла, но значительно меньшей амплитуды (Magnan [5]). Есть указания также на планирующую роль элитр (Pettigrew [6]). Надо думать, однако, что ни то ни другое не играет большой роли, ибо как раз у некоторых хорошо летающих жуков (Cetoniini) элитры на полете не раскрываются. Жуки летают вообще медленно и неповоротливо, так что о совершенстве их полета говорить не приходится. Характерной особенностью отряда является максимальное развитие хитинового покрова, как панцыря. У многих форм кутикула достигает большой толщины и прочности, нередко скульптурирована; в ней развиваются сложные внутренние опорные структуры, все перепончатые части спрятаны под плотно сжатые склериты. Особенную слитность хитиновый панцырь имеет у водных представителей с их обтекаемой формой тела.

Биологически жуки чрезвычайно разнообразны. Громадная масса растительноядных форм использует всевозможные части растения, начиная с цветка и кончая древесиной и корнями. Обширные группы жуков связаны с экскрементами и трупами, имеется много хищников, а ряд семейств ведет водный образ жизни, причем, подобно Hemiptera, в воде живут и личинки и взрослые. Тенденция к паразитизму слаба (Meloidae, Platypsyllidae), но есть замечательные мирмеко- и термитофилы (Paussidae, Staphilinidae). Все эти биологические особенности сильно отражаются и на строении соответствующих представителей — морфологические отличия между многочисленными родами и семействами жуков нередко выражены очень ярко. По Иммсу (Imms [4]), число семейств в отряде, группируемых в шесть надсемейств, достигает рекордной для насекомых цифры 96. Coleoptera, несомненно, принадлежат к наиболе высокоорганизованным отрядам насекомых.

Подчеркнем еще раз, что пять отрядов Superiores обнаруживают максимальное видовое богатство, богатство биологических типов и высокую морфологическую специализацию. Укажем далее, что удлиненное туловище с волочащимся брюшком по большей части заменяется здесь укороченным, компактным телом, которое при нахождении на субстрате нередко приподнято над ним довольно высоко, а на полете хорошо обтекаемо (например, сигаровидное туловище бражников, пчелы, осы, многие мухи). Четыре из пяти отрядов Superiores перешли к питанию жидкой пищей. За исключением стрекоз, почти все хорошо летающие насекомые принадлежат к Superiores. Изменчивость в величине тела внутри отдельных отрядов также достигает максимума среди Superiores. У Inferiores и Dealata эти колебания для каждого отряда невелики. Например, все стрекозы довольно крупны, мелких форм среди них нет, гигантских тоже. Поденки, веснянки, сеноеды, уховертки — все они обнаруживают лишь небольшие колебания около характерной для каждой группы средней величины. Исключение составляют прямокрылые. В общем они крупны, даже мелкие кобылки, как Tetrigidae, имеют величину приблизительно среднюю для насекомого вообще; но сюда принадлежат самые длинные насекомые — палочники, а некоторые тропические саранчевые громадны. Между тем размах крыльев бабочек колеблется от 3 (Nepticula) до 250 мм (Attacus atlas), длина тела жуков от 0,25 мм (Nawnosella, Trichopterygidae) до 150 мм (Dynastes hercules). Величина тела сильно колеблется и в остальных отрядах Superiores. Этот признак, несомненно, важен, и его изменчивость, видимо, может служить показате-

	Orthomyaria		CHIASTOMYARIA			
	Bimotoria		Anteromotoria		Posteromotoria	
Superiores 605,0	Libelluloidea	Ephemeroidea	Hemipteroidea Hem. 40,0*	Panorpoidea. Dipt. 85,0 Lep. 140,0 Hym. 90,0	Coleopteroidea Col. 250,0	Orthopteroidea
Inferiores 28,9	Odon. 3,5	Eph. 1,0	Psoc. 0,8	Mec. 0,5 Tri. 3,0 Neu. 4,0		Blatt. 3,7 Pha. 0,7 Orth. 10,0 Derm. 1,0 Plec. 0,7
Dealata 7,6			Ano. 2,2 Thys. 1,5	Aph. 1,0	Str. 0,17	Iso. 2,6 Emb. 0,6

Ano.—Anoplura, Aph.—Aphaniptera, Blatt.—Blattoptera, Col.—Coleoptera, Derm.—Dermaptera, Dipt.—Diptera, Emb.—Embioptera, Eph.—Ephemeroptera, Hem.—Hemiptera, Hym.—Hymenoptera, Iso.—Isoptera. Lep.—Lepidoptera, Mec.—Mecoptera, Neur.—Neuroptera, Odon.—Odonata, Pha.—Phasmoptera, Plec.—Plecopera, Psoc.—Psocoptera, Orth.—Orthoptera. Str.—Strepsiptera, Thys.—Thysanoptera, Tri.—Trichoptera.

* Цифры обозначают число видов в тысячах.

лем эволюционной пластичности группы вообще. Например, изменчивость величины тела очень велика у млекопитающих, птиц, рептилий, рыб, но значительно меньше у амфибий.

Остановимся на соотношении вышеописанных серий к комплексам или, иначе говоря, на внутренней структуре последних. В комплексе Panorpoidea имеется три отряда, относимых к Inferiores (Mecoptera, Neuroptera, Trichoptera), один паразитический отряд серии Dealata (Aphaniptera) и три отряда серии Superiores (Hymenoptera, Lepidoptera, Diptera). Можно трактовать это таким образом, что, начиная от Mecoptera, эволюция идет в двух направлениях. Одно направление безусловно прогрессивное, ибо оно приводит к трем высшим отрядам, в которых усовершенствование и разнообразие организации достигают максимального масштаба. Другое направление регрессивно, ибо оно приводит к узко специализированному отряду Aphaniptera, который обнаруживает сильную паразитическую деградацию. Комплекс Hemipteroidea обнаруживает почти такие же отношения; один примитивный отряд Psocoptera, от которого, или от форм, близких к нему, эволюция идет в двух направлениях — к высшему, биологически богатому отряду Hemiptera и к двум отрядам Dealata, из которых один паразитический (Anoplura), а другой, хотя и не паразитический, но узко специализированный и с явственными деградациями (Thysanoptera). Наконец, отряды Posteromotoria распределяются таким же образом, с некоторыми отличиями непринципиального характера. С примитивным отрядом тараканообразных, с одной стороны, связывается богатейший и высокоорганизованный отряд жуков, с другой — с ним же связаны термиты и, возможно, эмбии. Кроме того, среди заднемоторных Inferiores находятся веснянки, уховертки и собственно прямокрылые, которые ушли в стороны от главного пути эволюции, тогда как веерокрылые, возможно, представляют собой одну из ветвей жуков.

Таким образом, во всех трех комплексах эволюция обнаруживает определенные общие черты и идет одинаково от примитивных групп к большим прогрессивным, с одной стороны, и к малым регрессивным, с другой. Предлагаемая система Pterygota является развитием взглядов Гандлирша, Мартынова и других на объединение отрядов высших насекомых в большие комплексы. Но, кроме того, она намечает определенную внутреннюю структуру комплексов, которая одинакова для всех их и отражает предположительный ход эволюции внутри их.

В заключение нужно остановиться на начертании таблицы отрядов. В ее первой редакции отдельные отряды были соединены восходящими, частью ветвящимися линиями, как это принято в филогенетических чертежах. Указанные линии элиминированы из предлагаемой здесь редакции по следующим соображениям. Всякое графическое воспроизведение процесса, протекающего во времени (филогении), конечно, условно, и общепринятый способ имеет ряд неудобств, технически трудно устранимых. Принимая, что филогенетическая история группы выражается в виде восходящих ветвей, мы можем провести мысленный поперечный срез через ветви, так что эти последние окажутся на чертеже в виде точек, а плоскость среза будет отвечать тому или иному геологическому периоду. Если мы, как в данном случае, имеем в виду только современные группы, то срез будет отвечать современному периоду, а вымершие группы, естественно, не попадают в плоскость среза. При таком начертании мы можем выразить родственные отношения, подразделяя плоскость чертежа на отдельные поля, на которых сгруппированы обозначения отдельных отрядов. Поля разделены в нашей таблице посредством вышерассмотренных горизонтальных и вертикальных линий.

Выводы

1. В связи с некоторыми дополнительными данными, автор должен сделать следующие добавления к первой части настоящей работы [1].

А. Согласно Кларку [2] крыловая мускулатура стрекоз происходит из перекрестно-мышечной путем деградации ее продольных спинных мышечных компонентов (опускателей) и их функциональной замены усилившимися плейральными мышцами (рис. 1). В связи с этим плейриты крылоносных сегментов разрастаются за счет уменьшения стернитов и тергитов. Эти сегменты могут поэтому быть названы микротергальными, микростернальными и мегаплейральными. Кроме того, по Полетаеву [7] указанные продольные мышцы сильнее развиты у личинки, чем у имаго.

Таким образом, прямомышечный крыловой мотор стрекоз является

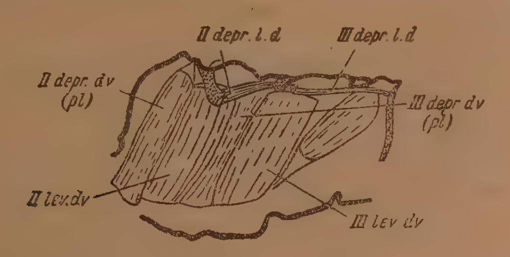

Рис. 1. Схема крыловой мускулатуры Anax junius (Anisoptera). Продольный разрез груди. По Кларку, упрощено. *depr. dv (pl)* — дорсовентральный (плейральный) опускатель крыла, *depr. l* — продольный спинной опускатель крыла, *lev. dv* — дорсовентральный подниматель крыла, *II*, *III*—мышцы средне- и заднегруди соответственно.

не примитивным, а высоко специализированным, и последних нельзя считать за древнекрылых (Palaeoptera), как это делает Мартынов. Поскольку на существующих изображениях, например, Stenodictya тергиты груди велики, можно предположить, что Palaeodictyoptera имели перекрестно-мышечный крыловой мотор.

Б) Coleoptera и близкие к ним Strepsiptera обнаруживают ряд хорошо известных отличий от остальных заднемоторных форм. Следует подчеркнуть, что общая форма тела имеет тенденцию к укорочению у жуков и к удлинению у многих ортоптероидных форм. В связи с этим подотдел Orthopteroidea следует разделить на два комплекса: Coleopteroidea и Orthopteroidea.

В) У Locusta migratoria крыловая мускулатура заднегруди заметно сильнее таковой среднегруди.

Г) Ортоптероидный яйцеклад кроме упомянутых [1] форм встречается у рафидий и, по Греллю (1942), в рудиментарном виде у панорпы. Этим подтверждается высказанная нами точка зрения об утрате этого прототипического органа многими группами безотносительно их родственных отношений и о правильности включения Hymenoptera в панорпоидный комплекс.

2. Отряды Pterygota группируются в три серии: Inferiores, Dealata и Superiores.

Inferiores характеризуются общим примитивизмом (грызущий рот, гомономные грудь и брюшко, бимоторизм), средней, иногда крупной величиной тела, небольшим (кроме Orthoptera) видовым составом, мало-

численностью биологических типов в большинстве отрядов. Отдельные специализации (трахейные жабры, звуковые аппараты и т. д.) не устраняют общего примитивизма.

Dealata (= Uniformes) отличаются малой величиной тела, общим примитивизмом, соединенным с узкими специализациями в немногих направлениях (сплюснутое тело и хоботки паразитов, асимметрия ротового аппарата трипсов, прядильные железы эмбий, общественная жизнь термитов). Крылья склонны к исчезновению, видовой состав мал, биологические типы немногочисленны.

Superiores состоят из пяти отрядов, отличающихся максимальной специализацией форм и функций (гетерономность сегментов груди и укороченного брюшка, функционально и анатомически двукрылое состояние, обтекаемая форма тела), величина тела колеблется очень широко, видовой состав и количество биологических типов в каждом отряде громадны.

Таким образом в комплексах Panorpoidea и Hemipteroidea и в подотделе Posteromotoria эволюция, начинаясь от примитивных форм, идет регрессивно в сторону узкоспециализированных отрядов и прогрессивно в сторону максимально разнообразных высших отрядов.

3. Форма таблицы отрядов (стр. 145) изменена по сравнению с первоначальной [1] редакцией. А) Hemipteroidea поставлены между Ephemeroidea и Panorpoidea, благодаря чему последние оказываются рядом с Coleopteroidea и таким образом все отряды Holometabola располагаются вместе. Б) Серия Inferiores помещена между Superiores и Dealata (Uniformes). В) Таблица представляет собой как бы горизонтальный срез через вертикальные филетические ветви, составляющие подкласс Pterygota.

Литература

1. Швавич Б. Н., О соотношении отрядов высших насекомых в связи с происхождением полета. I. Разделение Pterygota на комплексы отрядов, Зоологический журнал, т. XXV, вып. 6, 1946.— 2. Clark H. W., The adult musculature of the Anisopterous dragonfly thorax (Odonata Anisoptera), Journ. Morph., 67, 1940.— 3. Crampton G. D., The terminal abdominal structures of female insects compared throughout the order from the standpoint of phylogeny, Journ. New York Entom. Soc., 37, 1929.—4. Imms A. D., A general textbook of entomology, 1931.—5. Magnan A., Le vol des insectes, Paris, 1934.— 6. Pettigrew, On the physiology of wings, Tr. Roy. Soc. Edinburgh, 26, 1871.— 7. Poletaiew N., Du developpement des muscles des ailes chez les Odonates, Horae, Soc. Entom. Ross, 16, 1881.— 8. Weber H., Lehrbuch der Entomologie, 1933.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVII 1948 ВЫП. 2

К ПОЗНАНИЮ ОСОБЕННОСТЕЙ ФОРМИРОВАНИЯ И РАЗВИТИЯ ИХТИОФАУНЫ ВОДОХРАНИЛИЩ В ОТДЕЛЬНЫХ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ЗОНАХ СОВЕТСКОГО СОЮЗА[1]

Г. В. НИКОЛЬСКИЙ

Лаборатория ихтиологии Института зоологии Московского государственного университета

Роль водохранилищ в изменении ихтиофауны континентальных водоемов весьма велика. Перестройка, которая происходит в ихтиофауне в результате быстрого перехода от текучего водоема к водоему замедленного стока, очень значительна и вносит кардинальные изменения как в состав фауны рыб, так и в биологические показатели отдельных видов, причем этот фактор — фактор водохранилищ в течение последних десятилетий действует со все возрастающей силой. Как известно, человечество начало создавать водохранилища еще очень давно. Сложная система водохранилищ имелась еще в древнем Египте (так, например, при Рамзесе II, т. е. в XIV в. до нашей эры, уже существовала весьма сложная ирригационная система, включающая и водохранилища). Однако в качестве чрезвычайно мощного географического фактора, захватывающего различные зоны, водохранилища начинают выступать, пожалуй, лишь в течение последних 25 лет. Под влиянием этого фактора происходит коренная перестройка целых крупных бассейнов рек. В нашей стране создание таких водохранилищ, как Рыбинское и Московские моря, озеро Ленина у Днепрогэса и многие другие, внесло также серьезнейшие изменения в режим рек и в условия существования ихтиофауны. Совершенно естественно, что происходящие в результате образования водохранилищ изменения ихтиофауны имеют, кроме научного интереса, и большое практическое значение, ибо речное рыбное хозяйство должно перестроить эксплоатацию водоемов таким образом, чтобы со вновь созданных водоемов, резко отличных по характеру от бывшего на их месте русла, получить максимальную возможную продукцию.

Однако для построения рационального рыбного хозяйства на водохранилище совершенно необходимо знать те закономерности, которым подчиняются изменения, происходящие в ихтиофауне в связи с переходом от жизни в реке к жизни в водоеме замедленного стока. При этом те изменения, которые происходят в ихтиофауне при образовании водохранилища, как известно, несколько отличны от изменений, происходящих при эволюции от речного водоема к естественному водоему замедленного стока. Полностью можно согласиться с М. И. Тихим, который подчеркивает, что нам часто бывает очень трудно перенести

[1] Доклад, читанный 1.IV.1946 на II научной конференции Института зоологии Московского государственного университета, посвященной проблемам ихтиологии и гидробиологии.

закономерности развития ихтиофауны естественного озерного водоема на водохранилище [16].

Роунсфелл (Rounsefell [21]), пытающийся установить связь между величиной озера и его рыбной продукцией, также указывает, что выявленные им закономерности могут лишь с большой осторожностью быть использованы для прогнозирования продуктивности водохранилищ.

Понимание закономерностей формирования и развития ихтиофауны в водохранилищах усложняется еще и тем, что ход этих изменений чрезвычайно варьирует как в водохранилищах различного объема и профиля, так и в водохранилищах, предназначенных для различных целей, и в водохранилищах, расположенных в различных широтах.

В сводке по режиму и рыбному хозяйству водохранилищ США, опубликованной в 1942 г. Эллисом (Ellis [17]), четко подчеркнута разница в ходе формирования ихтиофауны водохранилищ различного объема, расположенных не только в различных, но и в одной и той же географической зоне. Естественно, что понимание закономерностей, которым подчиняются изменения ихтиофауны в водохранилищах, особенно существенно для нас потому, что оно позволяет нам подойти к возможности управления этими процессами. Для нашей страны возможность прогноза хода изменений ихтиофауны водохранилищ особенно важна в связи с намечающимся строительством ряда новых крупных водохранилищ, которые, несомненно, могут быть использованы как значительные рыбохозяйственные угодия. Только по среднеазиатским республикам в этом пятилетии должно быть завершено строительство трех крупных водохранилищ — Теджeнского, Катта-Курганского и Ортотокойского [6].

Мне кажется, что в разработке поставленной задачи перед нами стоят два основных вопроса, которые мы должны решить для построения рационального рыбного хозяйства на водохранилищах. Первый вопрос — общего порядка, важный не только для построения рыбного хозяйства на водохранилищах, но и на континентальных водоемах вообще,— это выяснение закономерностей изменения ихтиофауны по мере эволюции от реки до водоема замедленного стока. Второй вопрос — это выяснение тех специфических особенностей, которым подчиняются изменения ихтиофауны, происходящие в водохранилищах.

В настоящей статье мне хотелось попытаться выяснить те особенности в формировании ихтиофауны водохранилищ, которые связаны с их расположением в определенных географических зонах. Материалом мне послужили наблюдения и сборы, произведенные мною и другими сотрудниками лаборатории ихтиологии Московского государственного университета с 1943 по 1945 г. на Учинском водохранилище под Москвой, и наблюдения, произведенные в 1942 г. на водохранилищах Мургаба. Кроме того, мною использованы как опубликованные, так и рукописные материалы по ихтиофауне различных водохранилищ; в частности, весьма ценные наблюдения на Рыбинском водохранилище мне были сообщены В. В. Васнецовым и на Фархадском водохранилище П. М. Тяпкиным. Таким образом, в моем распоряжении накопился довольно значительный материал по водохранилищам равнин средней полосы Европейской части СССР и водохранилищам пустынной зоны Средней Азии.

Водохранилища равнин средней полосы Европейской части СССР

Из водохранилищ этой зоны мы имеем наиболее подробные сведения для Учинского водохранилища. Для этого водоема имеются наблюдения, тщательно проведенные Мочарским и характеризующие ихтиофауну Учи до образования водохранилища, данные П. Г. Данильченко для

первых годов существования водохранилища [5] и, наконец, наши наблюдения за 1943—1945 гг. [10]. Значительные материалы также имеются в литературе по Иваньковскому, Рыбинскому и некоторым другим водохранилищам системы канала Москва — Волга [3, 13, 14].

Исходной ихтиофауной, из которой шло формирование ихтиофауны этих водохранилищ, была, как известно, ихтиофауна равнинной реки. Примесь типичных реофилов очень незначительна, а для некоторых районов они совершенно не отмечены. В результате образования водохранилища происходит коренная перестройка ихтиофауны, причем изменения касаются не только потамофильных, но и лимнофильных рыб. Начнем наше расмотрение с потамофильных рыб.

В Уче и других реках, вошедших в систему канала Москва — Волга, эта группа была представлена довольно богато (голавль, язь, жерех, налим и др.), как по числу видов, так и по численности стад. В результате образования водохранилища эта группа обычно очень сильно сокращается в числе, а некоторые виды целиком выпадают из состава ихтиофауны. Так, в Учинском водохранилище жерех совершенно выпал из состава его фауны, численность же голавля и язя очень сильно сократилась. Эти изменения в сторону уменьшения потамофильных видов идут не только в первые годы после заливания водохранилища, когда в результате резко изменившихся условий погибает бо́льшая часть популяции, но и позднее, когда постепенно выпадает оставшаяся ее часть.

Так, сокращение численности язя и голавля в Учинском водохранилище, после резкого сокращения поголовья стада в первые годы после образования водохранилища, продолжается и в последующие годы, но более постепенно. Основным фактором, который определяет сокращение численности потамофилов, является в большинстве исследованных водоемов нарушение условий размножения. Поэтому в тех водохранилищах, где имеется более или менее значительная водосборная площадь и где впадающие в водохранилища реки оказываются доступными для потамофилов и могут служить для них местами размножения (например, в Рыбинском водохранилище), численность потамофилов снижается менее резко, чем в тех водохранилищах (например, Учинское), где водосборная площадь очень мала и впадающие в водохранилище реки оказываются непригодными для нереста потамофилов.

Таким образом, для потамофилов во всех водохранилищах Русской равнины можно отметить идущее с различной скоростью сокращение их поголовья и, по мере зарастания и старения водохранилища (это особенно хорошо можно наблюдать на небольших водохранилищах), полное выпадение потамофилов из состава фауны.

Для лимнофильных рыб картина значительно более сложна и разнообразна. Как известно, наряду с увеличением поголовья одних видов (окунь, плотва, ерш), происходит довольно быстрое сокращение численности других (например, лещ). Анализ условий нереста лимнофилов в водохранилищах показывает, что они для разных видов оказываются далеко не одинаковыми. Основным лимитирующим фактором в большинстве водохранилищ, по которым имеются сведения, служит растительность, являющаяся нерестовым субстратом, развитие которой определяется специфическим режимом уровня этих водоемов. Колебания уровня приводят к сокращению подводной растительности в прибрежной зоне, а тем самым к сокращению и площади нерестилищ. В результате численность тех видов (окунь, плотва, ерш), которые нерестятся, откладывая икру на растительном мусоре и нерест которых происходит в то время, когда уровень воды в водохранилищах уже установился, как правило, возрастает. Для тех же видов, нерест которых приходится на время резких колебаний уровня (щука) или которые откладывают икру на вегетирующую растительность (лещ), условия размножения, особен-

но в водохранилищах, недавно образованных, резко ухудшаются и численность этих видов сокращается.

Количество щуки в уловах в первые два-три года после образования водохранилища резко возрастает за счет рыб, пришедших из придаточных водоемов. Это явление увеличения количества щуки в первые годы свойственно водохранилищам, расположенным в различных зонах. Оно отмечено Б. М. Себенцовым [14] для Московского моря, В. В. Васнецовым для Рыбинского водохранилища и П. М. Тяпкиным для Фархадского водохранилища. В последнем в 1946 г. уловы щуки составили 25% от всего улова. В дальнейшем численность щуки в водохранилищах резко сокращается, в первую очередь за счет крайней незначительности новых поколений, выведшихся в водохранилище. В уловах, наряду с общим сокращением численности щуки, сильно возрастают ее средние размеры. То, что основным фактором, лимитирующим численность щуки, являются колебания уровня во время нереста, нам удалось проверить на Учинском водохранилище. В 1945 г. во время нереста и инкубации щуки не производилось изменений уровня зеркала водохранилища. В результате, как показали наши наблюдения, нерест щуки прошел успешно и получился значительный приплод. Это подтвердили и неводные уловы, проведенные в 1946 г. в Учинском водохранилище под руководством М. Г. Лапина, которые дали большое количество годовиков щуки, в то время как в предыдущие годы молодь щуки в уловах была крайне редка. Повидимому, в молодых водохранилищах, где подводная растительность развита слабо, не только условия нереста, но и условия питания щуки ухудшаются. На это указывает сравнительно медленный рост щук в водохранилищах. Ухудшение условий питания объясняется, видимо, тем, что при отсутствии растительности для обыкновенной щуки, являющейся хищником-засадчиком, подкарауливающим свою добычу, прячась среди растений, условия добывания пищи резко ухудшаются. Незначительность зоны зарослей в первые годы развития водохранилища приводит к коренному изменению характера питания и других лимнофильных рыб.

В первый год образования водохранилища, когда заливаются значительные новые площади, а численность стад рыб еще остается небольшой, кормовые условия резко улучшаются и первый год заливания дает во всех водохранилищах, где проводились наблюдения, увеличение темпа роста рыб. Это отмечено Себенцовым для Московского моря [13], Васнецовым [4] для Рыбинского водохранилища и Тяпкиным для Фархадского водохранилища. Однако уже со второго года условия питания бентофагов в водохранилище ухудшаются и в последующие годы, как показала В. Д. Спановская [15] для зообентофагов Учинского водохранилища (окунь, ерш, плотва), спектр питания оказывается сильно отличным от такового в естественных водоемах тех же широт. Именно, спектр питания становится менее разнообразным и у всех бентофагов основным объектом питания являются личинки хирономид. Это приводит к чрезвычайному обострению пищевых отношений между отдельными видами. В частности, очень острая конкуренция имеет место между лещом и ершом, у которых, по данным Спановской, наблюдается почти полное совпадение даже родов хирономид, употребляемых в пищу. В Учинском водохранилище особенно велико значение хирономид в пище бентофагов в первой половине лета, когда бентосоядные рыбы питаются наиболее интенсивно. Снижение удельного веса хирономид в пище бентофагов к осени связано с уменьшением количества хирономид в бентосе. В этот, последующий период развития водохранилища темп роста бентофагов становится значительно более медленным.

Таковы изменения, которые происходят с бентосоядными рыбами. Иная картина наблюдается для рыб пелагиали. Так, например, у уклеи,

как на первом году существования водохранилища, так и в последующие годы, наблюдается быстрый темп роста, который обычно значительно выше, чем темп роста уклеи в естественных водоемах. Это явление отмечено для Учинского и Рыбинского водохранилищ. Объясняется это тем, что уклея, живущая в пелагиали водохранилищ, практически почти не имет конкурентов из-за пищи. Она питается здесь пелагическими ракообразными, куколками хирономид и воздушными насекомыми. Из хищников в Учинском водохранилище резкие изменения в положительную сторону произошли у судака. Численность судака здесь за последние годы очень сильно возросла. В Уче до образования водохранилища судак был редким явлением или, возможно, совершенно отсутствовал. Он указывался для р. Серебрянки, впадающей в Учу ниже водохранилища. Весьма возможно, что судак проник сейчас сверху вместе с волжскими водами. Темп роста судака в Учинском водохранилище вполне удовлетворительный. Дальнейшие изменения, которые происходят с рыбами пелагиали по мере старения, сокращения зеркала (зарастания и заиления) водохранилища, как можно судить по небольшим запрудам Московской области, идут в сторону ухудшения их условий существования, сокращения численности и замедления темпа роста.

Условия зимовки для рыб в различных водохранилищах очень разнообразны, и здесь трудно подметить пока какие-либо общие закономерности. Единственное, что удается отметить, это то, что рыбы, зимующие на более глубоких местах, как, например, лещ, чаще становятся жертвой замора, чем рыбы, зимующие на более мелких, как плотва и окунь.

Таким образом, на основании тех материалов, которыми мы располагаем, схема изменений, претерпеваемых ихтиофауной водохранилищ умеренных широт Европейской части СССР, рисуются в следующем виде.

Первые год — два после залития водохранилища: а) сокращение численности реофильных и потамофильных рыб и частичное перемещение их в речки, впадающие в водохранилище; б) для лимнофилов-бентофагов — значительное улучшение условий питания, дающее увеличение темпа роста, а также для некоторых из них, нерестующих на растительном мусоре, и благоприятные условия нереста; в) для щуки — ухудшение кормовых условий и в большинстве водохранилищ ухудшение условий нереста из-за подвижек уровня; г) для мирных рыб пелагиали, в первую очередь для уклеи,— улучшение кормовых условий и благоприятные условия нереста; д) для хищных рыб пелагиали, по отрывочным и немногочисленным материалам, которыми мы располагаем, первый год дает снижение темпа роста и обычно условия нереста мало благоприятны.

Последующая стадия, когда водохранилище еще не начало сильно зарастать, характеризуется обычно: а) полным выпадением реофилов (гольян, подкаменщик), продолжающимся сокращением численности потамофилов (голавль, язь); причина этого — в первую очередь ухудшение условий нереста; б) резким ухудшением питания лимнофилов бентофагов, сильным сокращением разнообразия основных пищевых компонентов в спектре питания, обострением пищевой конкуренции; в) для рыб, нерестующих на растительном мусоре после основных подвижек уровня, условия нереста благоприятны, численность увеличивается, темп роста замедляется; для рыб, нерестующих на вегетирующей растительности, условия нереста из-за незначительности площади последней много хуже; г) для щуки наблюдается ухудшение кормовых условий и ухудшение условий нереста и в итоге, как правило, уменьшение ее численности; д) для мирных рыб пелагиали условия жизни остаются примерно теми же, что и в первые годы; е) для хищных рыб пелагиали в результате увеличения численности мирных пелагических рыб условия питания улучшаются; в отношении нереста наблюдений нет.

Заключительная стадия, когда наблюдается сильное зарастание водохранилища, заиление и сокращение зеркала (эта стадия наиболее слабо изучена), характеризуется: а) полным выпадением из состава фауны потамофилов; б) расхождением спектров питания лимнофилов-бентофагов за счет увеличения значения представителей эпифауны беспозвоночных, сидящих на растительности; в) улучшением условий нереста для щуки; д) сокращением численности мирных и хищных рыб пелагиали; е) появлением в водохранилище значительного количества стагнофильных рыб, в первую очередь карася.

Естественно, что подмеченные закономерности являются грубой схемой — первым приближением к действительности. В большинстве водохранилищ имеет место периодическая (многолетняя) очистка или промывка, которая возвращает нас к первым стадиям развития ихтиофауны водоема. Однако то, что подмеченные закономерности имеют довольно широкое распространение и являются типичными для водохранилищ довольно широкой зоны, показывает сравнение подмеченных нами изменений с изменениями в фауне рыб водохранилищ Северной Америки. Так, по Тарзвеллу (Tarzwell [23]), в Wheeler Reservoir на р. Теннесси также наблюдается сильное сокращение численности потамофилов (Ictalurus furcatus) (табл. 1).

Таблица 1

Изменение соотношения численности веса различных видов рыб за 1939—1941 гг. в Wheeler Reservoir (по Тарзвеллу [23])

Виды рыб	Годы наблюдений		
	1939	1940	1941
Amia calva . . .	3,05	0,61	0,12
Ictalurus furcatus	4,62	0,93	0,84
Pomoxis	25,86	34,84	74,30

Очень сильно возрастает численность некоторых лимнофилов, в частности так называемых crappies (Pomoxis), у которых в водохранилищах оказываются благоприятными и условия размножения, и условия питания. Как видно из табл. 1, уменьшается также численность Amia calva — стагнофильной рыбы. Уменьшение ее численности связано с переходом от жизни в небольших заросших водоемах поймы к жизни в водоемах с большим открытым зеркалом и незначительными и непостоянными зарослями. В наших водохранилищах к этому типу изменений, видимо, относятся изменения, которые претерпевает на ранних стадиях развития водохранилища стадо карася (Carassius carassius).

Таковы те основные закономерности, которым, на мой взгляд, подчиняются изменения ихтиофауны в равнинных водохранилищах умеренных широт в пределах влажного климата.

Водохранилища пустынной зоны

Вторая группа водохранилищ, по динамике ихтиофауны которых нам удалось собрать некоторые сведения,— это водоемы равнин пустынной зоны умеренного пояса.

Прежде всего следует отметить, что в большинстве случаев исходный материал, из которого формируется ихтиофауна водохранилищ равнин пустынной зоны, биологически отличен от такового равнин влажного климата. Именно, удельный вес реофильных и потамофильных рыб здесь значительно выше; наоборот, лимнофилов и стагнофилов обычно меньше, и они являются более эвриобионтными. Второй особенностью в формировании ихтиофауны водохранилищ пустынной зоны является

значительно большая быстрота хода процесса развития водохранилища, объясняемая в первую очередь значительно большим количеством минеральной взвеси, вносимой в водохранилище реками.

Схема распределения различных биологических групп рыб в реке пустынной зоны до образования водохранилища представлена на рис. 1. После постройки плотины, так же, как и в водохранилищах рассмотрен-

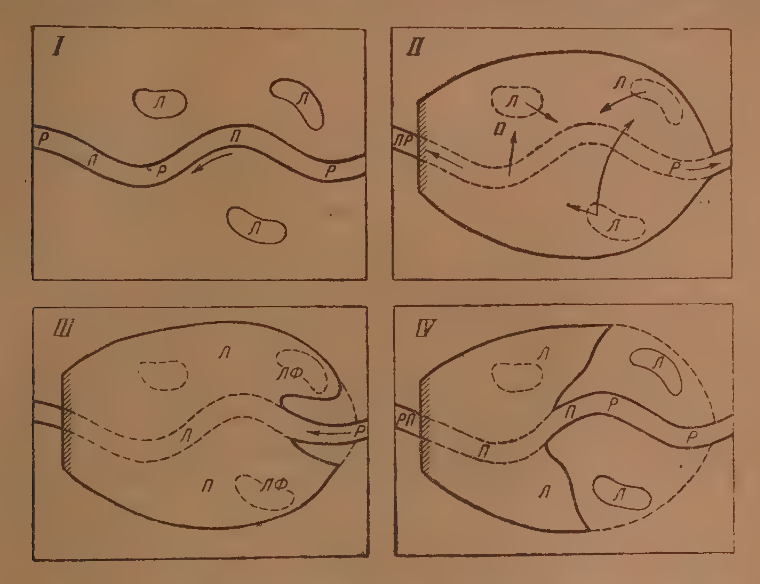

Рис. 1. Схема распределения рыб в пустынном водохранилище на разных стадиях засыпания:

I — река до установки плотины, *II* — молодое водохранилище, *III* — зрелое водохранилище, *IV* — полузасыпанное водохранилище. Стрелками на рис. *II* и *III* показаны пути заселения рыбами. Пунктир — затопленное русло и озера, сплошная линия — граница суши, *Р* — реофилы, *П* — потамофилы, *Л* — лимнофилы, *ЛФ* — лимнофилы фитофаги.

ной выше зоны, наблюдается распространение по всему водохранилищу лимнофилов и части потамофилов; реофилы и часть потамофилов уходят в речки, впадающие в водохранилище (например, на Мургабе Schizothorax poelzami и Nemachilus cristatus).

Таблица 2

Рост сазана в водохранилищах Мургаба

	l_1	l_2
Ташкепри	6,4	12,5
Султанбент	6,1	10,2

Так же, как и в водохранилищах влажного климата, в водохранилищах пустынной зоны первый год дает обычно значительный подъем темпа роста бентофагов. Это отмечено нами для Ташкепринского водохранилища на Мургабе и указывается П. М. Тяпкиным для Фархадского водохранилища. Так, в Ташкепринском водохранилище сазан, как видно из табл. 2, дает значительно больший прирост, чем в старом Султанбентском водохранилище.

Следует отметить, что в водохранилищах пустынной зоны распределение бентических беспозвоночных значительно более неравномерно, чем в водохранилищах влажного климата (табл. 3).

В южной части водохранилища (разрез 1) преобладают Para-

cladopelma и Pelopia; на следующем разрезе, наряду с указанными видами, появляется в значительном количестве Polypedilum; далее некоторое значение приобретает Atanytarsus; ближе к плотине появляются Chironomus semireductus. Перед самой же плотиной сохраняются только Chironomus semireductus и Ch. plumosus.

Таким образом, наиболее благоприятные условия для крупных бентофагов, питающихся личинками хирономид, находятся в приплотинной части. Для мелких бентофагов кормовые условия лучше в хвостовой части молодого водохранилища, где держатся мелкие личинки.

Таблица 3

Изменение биомассы личинок Chironomidae и среднего веса одной личинки от верхней (I) к приплотинной части (VI) водохранилища Ташкепри (1942)

№ разреза	I	II	III	IV	V	VI
Средний вес одной личинки, мг	68	45	96	82	120	266
Число штук на 1 м²	570	880	440	600	233	160
Вес, на 1 м², г	0,385	0,390	0,385	0,510	0,282	0,424
Число станций	2	3	4	3	5	1

В водохранилищах пустынной зоны довольно большую роль играют растительноядные рыбы, почти отсутствующие в водохранилищах вышерассмотренной зоны. В бассейне Мургаба к таковым в первую очередь относится храмуля. В отличие от зообентофагов, у этой группы рыб условия питания из-за сокращения растительности в первые годы существования водохранилища ухудшаются, что отражается на темпе роста и упитанности этих рыб. В отличие от сазана, у храмули по мере старения и зарастания водохранилища условия питания улучшаются. Следует указать, что большое значение в распределении и развитии растительности здесь, кроме колебаний уровня, имеет и мутность вод (табл. 4).

Таблица 4

Темп роста храмули в водохранилищах Мургаба

	l_3	l_4	l_5	Коэффициент упитанности, по Кларку
Ташкепри	15,4	18,9	23,4	1,60
Султанбент	15,8	19,9	23,8	1,68

По мере выдвигания конуса выноса реки, втекающей в водохранилище, — а этот процесс в пустынной зоне идет крайне быстро, — в затишных местах по краям конуса выноса начинает развиваться подводная растительность и здесь теперь концентрируются растительноядные рыбы, для которых, таким образом, в хвостовой части водохранилища пищевые условия оказываются более благоприятными, чем в приплотинной части, где растительность развивается обычно позднее. Таким образом, для растительноядных рыб в водохранилищах пустынной зоны наблюдается обратная картина, чем для зообентофагов. По мере выдвигания конуса выноса, когда русло реки все глубже и глубже вдается в водохранилище, вместе с руслом спускаются и реофильные рыбы (рис. 2). Следует отметить, что на этой стадии развития водохранилища в нем появляется уже в довольно значительном количестве гамбузия, которая, как это наглядно показал С. Н. Скадовскией (in litt.), является серьезным конкурентом многих ценных промысловых

рыб, и в первую очередь сазана. Продолжающееся выдвигание конуса выноса приводит к восстановлению речных условий на значительной части, занятой ранее зеркалом водохранилища. Этот процесс идет очень быстро. Одновременно с выдвиганием конуса выноса идет зарастание, постепенно захватывающее всю приплотинную часть. Бывшие затопленными озера, по мере выдвигания конуса выноса, постепенно обособляются, и в них перемещаются представители лимнофильной группы видов.

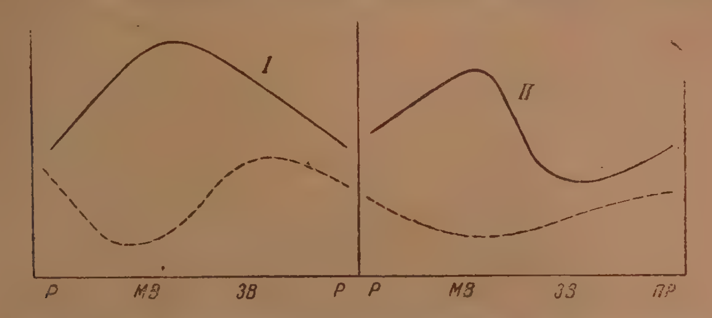

Рис. 2. Схема динамики условий существования для рыб зообентофагов в водохранилищах равнин пустыни (*I*) и равнин с влажным климатом (*II*)

Пунктир — размножение, сплошная линия — рост, *Р* — река, *МВ* — молодое водохранилище, *ЗВ* — зрелое водохранилище, *ПР* — пруд

Таким образом, последняя фаза развития пустынного водохранилища, — это река, но уже не та, что была до образования водохранилища, а с приподнятым базисом эрозии и со значительно более благоприятными условиями существования для лимнофильных форм.

Схему развития ихтиофауны в водохранилищах пустынной зоны мы можем представить в следующем виде.

Только что залитое водохранилище характеризуется: а) уходом реофилов в реки, впадающие в водохранилище (маринка, гольцы), иногда, правда, только для нереста [20], расселением потамофилов по всему водохранилищу (елец); б) для зообентофагов улучшением кормовых условий, а для растительноядных форм ухудшением; для большинства форм обычно ухудшением условий нереста; в) для хищников типа щуки ухудшением кормовых условий и обычно ухудшением условий нереста; г) для рыб пелагиали (быстрянки), видимо, улучшением кормовых условий; относительно размножения сведений нет.

Последующая стадия, когда конус выноса уже начал значительно выдвигаться, характеризуется: а) ухудшением условий питания зообентофагов и резкой дифференциацией кормовых условий по отдельным участкам водохранилища; б) улучшением питания растительноядных форм за счет развития растительности, главным образом в хвостовой части водохранилища по краям конуса выноса; в) для рыб пелагиали условия остаются почти неизменными.

Заключительная стадия — водохранилище почти полностью превратилось в реку, но с более высоким базисом эрозии, — характеризуется: а) расселением реофилов по вновь образовавшемуся руслу; б) частичным переходом лимнофилов в освободившиеся из-под зеркала водохранилища озера (частично они остаются в изменившемся русле); кормовые условия в русле лучше, чем до образования водохранилища.

Попытаемся теперь сравнить ход изменений ихтиофауны в водохранилищах различных рассмотренных нами географических зон.

Основные различия проистекают, как видно из изложеного выше, из-за разницы в ходе процесса изменения водоема. Если во влажном климате, где количество несомой рекой взвеси невелико, процесс

заболачивания идет быстрее засыпания и мы имеем развитие водоема примерно по схеме

река — озеро — пруд (болото),

то в пустынной зоне, где засыпание водохранилища идет быстрее, чем его заболачивание, процесс может быть представлен схематически как

река — озеро — река.

Поэтому в водохранилищах влажного умеренного климата мы наблюдаем постепенную смену потамофильных рыб лимнофильными и стагнофильными, а в пустынной зоне смену потамофилов лимнофилами и затем, менее резко, наоборот. Для более наглядного сравнения изменений, происходящих в условиях питания и размножения одной и той же биологической группы лимнофилов, питающихся зообентосом в двух сравниваемых группах водохранилищ, я попытался изобразить ход этих процессов схематически. Как видно из приведенной схемы, в обеих группах имеет место сначала увеличение кормности, а затем ее постепенное снижение. Некоторая разница, как мы видим, наблюдается и в условиях размножения, причем основные различия в сравниваемых водохранилищах определяются разницей уровневого режима.

Заканчивая статью, я еще раз должен подчеркнуть, что изложенное является лишь первой попыткой установления закономерностей, которым подчиняются изменения ихтиофауны при развитии водохранилищ умеренных широт в пустынной зоне и в зоне влажного климата, и несомненно, что в дальнейшем удастся полученную картину значительно уточнить и детализировать.

Литература

1. Берг Л. С., Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, т. I и II, 1932—33.— 2. Берг Л. С., Физикогеографические (ландшафтные) зоны СССР, 1947.— 3. Биск Д. И. Ихтиофауна Московского моря и ее использование, Бюлл. Моск. об-ва испытат. природы, т. XLVIII., вып. 4, 1939.—4. Васнецов В. В., Рост рыб как адаптация, Бюлл. Моск. об-ва испытат. природы, № 3, 1947.— 5. Жадин В. И. и Данильченко П. Г., Донная фауна и рыбы Учинского водохранилища, Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. VII, вып. 1, 1941.— 6. Закон о пятилетнем плане восстановления и развития народного хозяйства СССР на 1946—1950 гг., Москва, 1946.— 7. Кулемин А. А., Промысловая ихтиофауна бассейна верхней Волги в связи с проблемой рыбохозяйственного освоения Рыбинского водохранилища, Уч. зап. Ярослав. гос. педагог. ин-та, вып. II, 1944.— 8. Мочарский Н. И., Подмосковные рыбы, Тр. отд. ихтиологии Об-ва акклиматизации животных и растений, протокол от 1.IV.1886.— 9. Никольский Г. В., О пищевых отношениях пресноводных рыб и их динамике во времени и пространстве, Изв. АН СССР, биол., № 1, 1947,— 10. Никольский Г. В., К познанию закономерностей формирования ихтиофауны водоемов замедленного стока, Зап. по географии, сб. I, 1946.— 11. Рылов В. М., Зоопланктон Учинского водохранилища, Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. VII, вып. 1, 1941.— 12. Световидова А. А., Возраст и рост рыб Учинского водохранилища, в сб. «Очерки природы Подмосковья и Моск. области», изд. Моск. об-ва испытат. природы, 1947.— 13. Себенцов Б. М., Биск Д. И. и Мейснер Е. В., Режим и рыба Иваньковского водохранилища в первые два года его существования, Тр. Воронежск. отд. Всерос. ин-та прудового рыбного хозяйства, т. III, вып. 2, 1940.—14. Себенцов Б. М. и Мейснер Е. В., Рыбохозяйственное освоение водохранилищ канала Москва — Волга, Рыбное хозяйство, 4-5, 1946.— 15. Спановская В. Д., Питание рыб Учинского водохранилища, Зоологический журнал № 1, 1948.— 16. Тихий М. И. и Викторов П., Запасы рыб и гидростроительство, М., 1940.— 17. Ellis M. M., Fresh water impoundments, Trans. Amer. Fish. Soc. for 1941, Washington, 1942.— 18. Fishery resources of the United States, 79th Congress, 1th Session,. Document 51, Washington, 1945.— 19. Ganapati S. V., The geographical aspects in relation to the physical, chemical and biological conditions of the Red Hills Lake,. Journ. Madras Geograph. Assoc., vol. XV, No. 2, 1940.— 20. Hora S. L., Analysis of factors influencing the spawning of carps, Proc. of Nat. Inst. of Sciences of India, vol. XI, No. 3, 1945.— 21. Rounsefell G. A., Fish production in lakes as a guide for estimating production in proposed reservoirs. Copeia, No. 1, 1946.— 22. Sixth annual report for the year ending 31 march 1938. Freshwater Biological Association of the British Empire, 1939.— 23. Tarzwell C. M., Fish populations in the backwaters of Wheeler Reservoir and suggestions for their menagement, Trans. Amer. Fish. Soc. for 1941, Washington, 1942.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVII 1948 ВЫП. 2

К ИЗУЧЕНИЮ ГИБРИДОВ КАРПОВЫХ РЫБ

А. И. БУКИРЕВ

Кафедра зоологии позвоночных и ихтиологии Молотовского государственного университета

Для морфологического изучения гибридов рыб и познания закономерностей наследования ими признаков исходных форм особенный научный и практический интерес представляют помеси, полученные искусственным путем. При изучении природных помесей о систематических признаках родительских форм мы можем судить лишь с известной долей вероятности, при изучении же гибридов, полученных искусственно, точно известны родительские формы. В этом случае можно с полной уверенностью говорить о свойствах и признаках, передавшихся по наследству и присущих самому гибриду.

В данной работе использован весьма ограниченный материал, состоящий из пяти экземпляров гибридов сем. Cyprinidae, предоставленных автору С. Г. Крыжановским[1]. Гибриды эти следующие: 1) Vimba vimba natio carinata (Pallas) × Leuciscus cephalus L. (рыбец × голавль) — 1 экз., 2) Vimba vimba vimba n. carinata (Pallas) × Chaicalburnus chalcoides (Güld.) (рыбец × шемая) — 3 экз. и 3) Abramis brama L. × Alburnus alburnus (L.) (лещ × уклея) — 1 экз. Гибриды были получены С. Г. Крыжановским в 1934 и в 1937 гг., находились в аквариумах Новороссийской биологической станции и Академии Наук СССР и были жизнеспособны. Погибли они от случайных причин. Все измерения гибридов произведены после фиксации их 3—4% формалином по обычной для карповых рыб схеме (Правдин [12]), с незначительными отклонениями.

1. Vimba vimba vimba natio carinata ♀ × Leuciscus cephalus ♂ (рыбец × голавль)

Длина тела (без *C*) описываемой помеси 136 мм, длина всего тела 164 мм, возраст 3 года 1 месяц, вес в фиксированном виде 42,5 г. Упитанность хорошая. Помесь представляет собой самку с незрелой еще икрой. Окраска рыбки серебристая, спинка темная, брюхо желтовато-белое. Рот конечный, слегка поднят кверху, нижняя челюсть выдается вперед (рис. 1). Меристические признаки показывают, что помесь имеет не выходящее за пределы родительских форм количество лучей в спинном плавнике. Количество чешуй в боковой линии унаследовано по материнской линии. По количеству лучей в анальном плавнике помесь занимает промежуточное положение между исходными формами (табл. 1).

Пластические признаки представлены в табл. 2, из которой следует, что наибольшая и наименьшая высота тела, антедорсальное расстояние, длина основания и высота *D*, длина основания *V* и диаметр глаза соответствуют таковым рыбца и унаследованы по материнской линии.

[1] Пользуюсь случаем выразить С. Г. Крыжановскому свою глубокую благодарность за предоставление материала и за ряд ценных указаний.

Таблица 1

Меристические признаки помеси рыбец × голавль и ее исходной формы

Признаки	Помеси	Рыбца (♀)	Головля (♂)
Возраст	3+	—	—
1. Формула боковой линии*	$(55 \frac{9}{5})$	56–58	$(43)44 \frac{7-7\frac{1}{2}}{3} 46(47)$
2. Лучей в *D*	III 9	III 8	III (7) 8 (9)
3. Лучей в *A*	III 13	III 18–20	III (8) 9 (10)
4. Глоточные зубы	2,5–5,2	—	2,5 — 5,2

* Боковая линия у всех гибридов полная; производился просчет всех чешуй.

Голова и хвостовой стебель несколько длинее, а анальный плавник короче, чем у рыбца[2]. Так как большинство сравниваемых признаков

Рис. 1. Помесь рыбец — Vimba vimba vimba natio carinata × голавль — Leuciscus cephalus

сходно с равноименными признаками рыбца, то в данном случае возможно говорить о преобладании матроклинной наследственности.

Таблица 2

Пропорции тела помеси рыбец×голавль и рыбца

Индексы	В % длины тела											В % длины головы		
	длина головы	наибольшая высота тела	наименьшая высота тела	длина хвостового стебля	антедорсальное расстояние	длина основания *D*	высота *D*	длина основания *A*	высота *A*	длина основания *P*	длина основания *V*	диаметр глаза	длина рыла	длина лба
Помеси	26,5	28,0	10,3	18,5	53,6	11,0	17,6	13,9	12,8	18,9	14,3	23,6	32,1	35,1
Рыбца	21,9	30,1	9,8	15,2	52,0	10,9	18,7	20,0	10,6	16,1	14,4	22,3	33,3	34,5

Помеси рыбца и голавля, насколько мне известно, в литературе не описаны. Помеси головля с другими рыбами известны — например, с шемаей, уклеей, верховкой, подустом и другими рыбами (Берг [1, 2]).

[2] Сравнения по другим признакам не приведены ввиду отсутствия по рыбцу соответственных данных. По той же причине не приводится и сравнение с голавлем.

2. Vimba vimba vimba carinata ♀ × Chalcalburnus chalcoides ♂ (рыбец × шемая)

Помесь представлена тремя особями (№№ 1, 2, 3). Гибрид № 1 имел длину тела (без *C*) 94 мм, длину всего тела 117 мм, возраст 3 года. Упитанность гибрида хорошая. Окраска серебристая, спина темная, брюшко белое. Как и у предыдущей помеси, на чешуе и плавниках мелкоточечная пигментация, не заходящая на брюшную сторону. Рот конечный, челюсти равной длины. Особенностью помеси является сильно

Рис. 2. Помесь рыбец — Vimba vimba vimba natio carinata × шемая — — Chalcalburnus chalcoides

увеличенный межжаберный промежуток, так что у рыбки были обнажены жабры. Высота туловища резко превышает высоту головы (рис. 2).

В данном случае характер наследования признаков несколько иной, чем у помеси рыбец × голавль. Прежде всего отметим, что количество чешуй в боковой линии помеси отлично от такового обоих родителей. По числу лучей в *A* можно усматривать проявление патроклинной наследственности. Количество лучей в *D* близко к родительскому (табл. 3).

Таблица 3

Меристические признаки помеси рыбец×шемая и ее родительских форм

Признаки	Помеси рыбец×шемая (№ 1)	Рыбца ♀	Шемаи ♂
1. Боковая линия	$52\frac{10}{4}$	56—58	57—70
2. Лучей в *D*	III 9	III 8	III 7—9, чаще—8
3. Лучей в *A*	III 16	III 18—20	III 13—17, чаще 14—15

Более интересные результаты показывает сравнение пластических признаков (табл. 4). Голова у помеси относительно длиннее, чем у обеих родительских форм, равно как высота *D*. Длина основания *P*, диаметр глаза, длина рыла и ширина лба несколько меньше, чем у родителей. К признакам промежуточным относится небольшая толщина тела, а длина хвостового стебля и высота *A* соответствуют шемае. Наименьшая высота тела, антедорсальное расстояние, длина основания *D* сходны с таковыми рыбца. Таким образом, из 14 взятых для сравнения признаков только три соответствуют рыбцу, т. е. могут считаться унаследованными по материнской линии. Три признака, а именно: количество лучей

в *A*, высота анального плавника, длина хвостового стебля сходны с соответственными признаками шемаи. Таким образом, в данном случае мы должны констатировать слабое проявление как матроклинии, так и патроклинии. Другие признаки описываемой помеси отличны от одноименных признаков родителей.

Таблица 4

Пропорции тела помеси рыбец × шемая (№ 1) и ее родительских форм

Индексы	В % длины тела											В % длины головы		
	длина головы	наибольшая высота тела	наименьшая высота тела	длина хвостового стебля	антедорсальное расстояние	длина основания *D*	высота *D*	длина основания *A*	высота *A*	длина основания *P*	длина основания *V*	диаметр глаза	длина рыла	ширина лба
Помеси	27,6	27,6	10,0	20,2	53,1	10,6	20,2	17,2	12,4	22,3	16,5	28,8	28,8	28,8
Рыбца ♀	21,9	30,0	9,8	15.2	52,0	10,9	18,7	20,0	10,6	16,1	14,4	22,3	33,3	34,5
Шемаи ♂	20,3	24,0	8,8	19,7	—	—	17,2	—	12,4	—	—	25,3	—	34,4

Помеси между рыбцом и шемаей известны. Петровым [11] описана помесь между шемаей — Chalcalburnus chalcoides и каспийским рыбцом — Vimba vimba persa из Сефид-Руда. Отличия между помесью, описываемой нами, и помесью из Сефид-Руда заключаются в числе лучей в *A* (у нашей III 16, у Сефид-Рудской III 14). Наиболее же

Помесь из Сефид-Руда	Описываемая нами
$ll\ 68\ \frac{11}{5}\ 71$	$ll\ 52\ \frac{10}{4}$

существенная разница обеих помесей состоит в количестве чешуй в боковой линии. По количеству чешуй помесь из Сефид-Руда ближе стоит к шемае, чем к рыбцу, а описываемая нами резко отличается как от обоих родителей, так и от Сефид-Рудской.

С. Г. Крыжановский предоставил мне еще две помеси от не вполне точно установленных исходных форм. Вероятнее всего, эти гибриды происходят от рыбца и шемаи. Результаты измерений их помещены в отдельную табл. 5. На основании совокупности признаков подтверждается предположение, что гибриды произошли от рыбца и шемаи. В пользу такого заключения свидетельствуют сходство признаков гибридов и характер наследования ими признаков родителей. Оба гибрида хорошей упитанности. Челюсти равной длины. Рот конечный, слегка направлен кверху. На поверхности тела мелкоточечная пигментация. Черные точки пигмента располагаются рядами вдоль туловища. На верхней части головы и спины и на дистальных концах плавников пигментация интенсивнее, чем на остальных участках тела. Спинная сторона тела покрыта, кроме того, пятнами темнобурого пигмента, имеющими звездчатую форму.

Из отдельных признаков обращает на себя внимание несколько бо́льшая длина головы и диаметр глаза у гибридов сравнительно с таковыми рыбца и шемаи. Эта разница может быть вполне объяснена возрастной изменчивостью. Известно, что более молодые особи имеют относительно бо́льшие размеры головы, глаз и т. д. С возрастом эти части тела отстают в росте, и относительные размеры их становятся меньше. Обе помеси, имея примерно одинаковый характер унаследованных признаков, все же приобрели больше материнских черт организа-

ции (рыбца). Это может быть отнесено к таким признакам, как антедорсальное расстояние, длина основания P и V, высота D. По наибольшей высоте тела помесь ближе к шемае. Из 26 помещенных в табл. 5

Таблица 5

Меристические признаки и пропорции тела гибридов рыбец×шемая и их родителей

Признаки	Гибриды рыбец×шемая		Исходные формы	
	№ 2	№ 3	рыбец	шемая
1. Лучей в D*	II—III 9	II 9	III 8	III 7—9 (чаще 8)
2. Лучей в A	II 18	II 14—15	III 18—20	III 13—20 (чаще 14)
В % длины тела:				
1. Длина головы	26,7	25,4	21,9	20,3
2. Наибольшая высота тела	21,3	20,8	30,0	24,0
3. Наименьшая высота тела	9,2	8,6	9,8	8,8
4. Длина хвостового стебля	20,3	16,6	15,2	19,7
5. Антедорсальное расстояние	55,4	53,7	52,0	—
6. Длина основания D	11,5	12,0	10,9	—
7. Высота D	19,0	20,0	18,7	17,2
8. Высота A	12,8	11,1	10,6	12,4
9. Длина основания P	17,9	20,8	16,1	—
10. Длина основания V	14,1	15,7	14,4	—
В % длины головы:				
11. Диаметр глаза	30,8	32,6	22,3	25,3
12. Длина рыла	26,9	27,0	33,3	—
13. Ширина лба	28,8	29,2	34,5	34,4

* В число лучей в плавниках включались и самые маленькие, зачаточные.

признаков только длина рыла и ширина лба несколько отличны от соответственных признаков рыбца и шемаи.

Итак, по всем представленным в табл. 5 признакам описанные две помеси мы относим к одной паре родителей — рыбцу и шемае — Vimba vimba vimba natio carinata × Chalcalburnus chalcoides.

3. Abramis brama ♀ × Alburnus alburnus ♂ (лещ × уклея)

Длина всего тела 71 мм, длина тела (без C) 60 мм, возраст 1 год 2 месяца. Рот конечный, слегка направленный кверху. Окраска

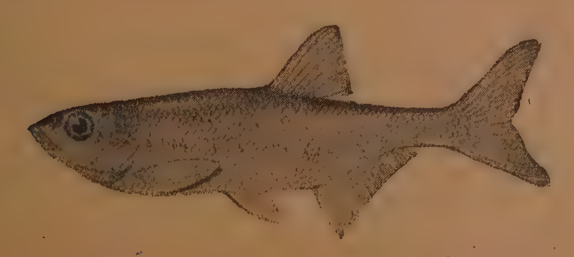

Рис. 3. Помесь лещ—Abramis brama × уклея—Alburnus alburnus

гибрида и характер пигментации не отличаются от предыдущих. Приводим рисунок этого гибрида (рис. 3), таблицы счетных признаков и пропорций тела (табл. 6 и 7).

По количеству чешуй в боковой линии и особенно по количеству рядов чешуй над и под боковой линией помесь ближе стоит к уклее. Тот же вывод следует из сравнения количества лучей в спинном и анальном плавниках.

Таблица 6

Меристические признаки помеси лещ×уклея и исходных форм

Признаки	Помеси	Леща ♀	Уклеи ♂
1. Боковая линия	$52\frac{8}{4}$	$(19)50\frac{11-14}{6-8}56(59)$	$(45)46\frac{7-9}{3-4}52(53)$
2. Лучей в D	III 9	III (8) 9—10	III—IV (7) 8 (9)
3. Лучей в A	III 20	(22) 23—28 (29)	14 (15) 16—19 (20)

Для сравнения пропорций тела исходных форм взяты средние значения соответственных признаков.

Из табл. 7 видно, что голова у помеси несколько длиннее, чем у обеих родительских форм: у леща она составляет 22,1% (в среднем) длины

Таблица 7

Пропорции тела помеси лещ×уклея и ее родительских форм

	В % длины тела											
	длина рыла	ширина лба	длина головы	наибольшая высота тела	наименьшая высота тела	длина хвостового стебля	антедорсальное расстояние	высота D	длина основания A	высота A	длина основания P	диаметр глаза
Помесь	6,3	7,2	23,4	25,3	9,0	16,7	55,0	19,7	21,8	12,0	19,5	6,8
Лещ . . . . . . (аральский, по Маркуну [6])	7,4	8,0	22,0	39,2	10,5	13,6	58,5	25,5	28,0	18,8	20,6	4,6
Уклея*	—	—	21,0	21,3	8,2	20,7	—	—	—	—	—	—

* Здесь, как и в других местах, данные приводятся по Бергу [2, 3].

тела, у уклеи 21,0%, а у помеси 23,4. По наибольшей и наименьшей высоте тела и длине хвостового стебля помесь занимает промежуточное положение. Более резко выражено отличие помеси по ряду признаков от леща. Помесь имеет меньшие спинной и анальный плавники.

Как видно из табл. 7, по большинству признаков помесь отличается от соответственных признаков родительских форм, однако по форме рыла (конечный верхний рот) и меристическим признакам помесь ближе к уклее.

Гибриды леща и уклеи наблюдались. Известна, например, помесь уклеи и красноперки, описанная Великохатько [19], который отмечает, что habitus гибрида совершенно отличен от обеих исходных форм. Известны также помеси, образуемые уклеей.

Количественная ограниченность нашего материала и небольшое количество признаков помесей, взятых для сравнения, ввиду отсутствия опубликованных подробных данных по морфологии родительских форм (например, уклея, голавль), к сожалению, лишает возможности получить более определенный ответ на вопрос о преобладающем характере наследственности. В одном случае, как, например, у помеси рыбец ×

голавль, проявилась более отчетливо матроклиния, в другом случае — у помеси лещ × уклея — этого сказать нельзя. По литературным данным отмечается, однако, преобладание материнской наследственности (Николюкин [17]).

Остановимся еще на возрасте описанных гибридов. Известно, что возраст может определяться по костям и чешуе, так как на них отражается прожитое рыбой время в виде так называемых годичных колец нарастания, образующихся вследствие периодичности роста в различное время, присущей всем позвоночным животным (Клер [5]). Но периодика роста, несомненно, тесно связана с периодикой природных явлений.

Представляется очень интересным выяснить, находит ли свое отражение в строении костей или чешуи эта периодика роста, если условия окружающей среды искусственно создаются (конечно, в пределах имеющихся возможностей) максимально неизменными, как это было сделано для воспитываемых С. Г. Крыжановским гибридов: приблизительно одинаковая комнатная температура в аквариумах, одинаковые условия кормления, освещения и т. д.

Возраст гибридов приведен в соответствующих таблицах. Для рассмотрения была взята чешуя у помесей рыбец × голавль и рыбец × шемая (№ 1). Как нам пришлось убедиться из рассмотрения чешуи, в одном случае возможно подтверждение того, что периодика роста нашла свое отражение в виде отложения годичных колец нарастания на чешуе. На чешуе гибрида рыбец × голавль, имеющего возраст три года, хорошо были видны и три годичные кольца. На чешуе этого гибрида нами насчитано около 80 склеритов (по нескольким чешуям). Граница первого годичного кольца приходится приблизительно на 27-й склерит (считая от центра), второго на 60-й и третье годичное кольцо расположено почти по самому периферическому краю чешуи. Таким образом, характер чешуи в этом случае очень хорошо отражает возраст гибрида.

На чешуе помеси рыбец × шемая хорошо видно только одно годичное кольцо, граница которого приходится приблизительно на 50-й склерит, при общем числе их около 60, хотя эта помесь имела возраст также три полных года. В данном случае нет соответствия между ростом чешуи и возрастом рыбы [3]. Но для ответа на поставленный выше вопрос важен самый факт образования годичных колец при неизменяющихся практически условиях среды обитания помесей.

Не вдаваясь в вопрос о росте чешуи гибридов, необходимо, как мне кажется, обратить внимание на следующее. Столь распространенное и принимаемое некоторой частью ихтиологов представление, рассматривающее чешую как образование, в основе роста которого лежат только физико-химические процессы (подобно образованию колец Лизеганга), не может считаться исчерпывающим. Равным образом и тот взгляд, что темп роста чешуи зависит от температуры и питания (Морозов [8], Чугунов [17], Зегерштреле, Segerstrâle [18], Соловьева [13] и многие другие), также не может быть признан полностью. В обоих этих случаях мы не можем удовлетворительно объяснить, почему в одних и тех же практически не меняющихся условиях среды — равномерная температуры и питание, т. е. отсутствие «зимы» и «лета», при содержании рыб в аквариуме, условия жизни рыбы в тропиках (Никольский [9]) — годичные кольца нарастания все-таки образуются. Нам представляется, что рост чешуи, конечно, находится в тесной зависимости как от температурных условий, так и от питания. Но, наряду с этим, характер роста чешуи следует рассматривать как признак организма, имеющий свою наслед-

---

[3] Чешуя бралась с середины левой стороны тела; просматривалось до десяти чешуй.

ственную природу. Судя по весьма краткому сообщению, к сходному взгляду пришел Тремпович [16], исследовавший рост и способы окраски чешуи. Он говорит, что рост чешуи по диаметру происходит толчками и зависит от ряда причин, находящихся в прямой зависимости как от внешних условий, так и от физического состояния организма рыб. Отложение солей в чешуе идет непрерывно, повидимому, мало изменяясь в зависимости от времени года, кормовых периодов, нереста и др. Уместно здесь привести мнение Томпсона [15], который также считает число колец за «признак изменчивый (подобно росту или другим признакам)». Признание же изменчивости чешуи влечет за собой признание и того, что характер строения и роста чешуи передается по наследству из поколения в поколение и что строение чешуи, как и всякий другой признак организма, обладает известной устойчивостью. Особенности строения чешуи, свойственные даже близким между собой видам, несомненно, имеют свою длительную историю развития и свою наследственную природу.

Литература

1. Берг Л. С., Фауна России, т. III, вып. 1, 1912.— 2. Берг Л. С., Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, ч. I, Л., 1932.— 3. Берг Л. С., Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, ч. II, Л., 1933.— 4. Берг Л. С., Фауна СССР, т. III, вып. 3, 1933.— 5. Клер В. О., К методике исследования периодики роста, Рус. зоологический журнал, VII, 4, 1927.— 6. Маркун М. И., Материалы по росту и систематике аральского леща, Изв. Отд. прикл. ихт., IX, 1, Л., 1929.— 7. Маркун М. И., Аральская шемая, Тр. Аральск. отд. Н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океаногр. 4, IV, Аральск, 1935.— 8. Морозов А. В., К вопросу о природе роста чешуи у рыб, Тр. Научн. ин-та рыбн. хоз-ва, т. I, М., 1924.— 9. Никольский Г. В., Биология рыб, Сов. наука, М., 1944.— 10. Николюкин Н. И., Междуродовая гибридизация карпа, Тр. Воронежского гос. ун-та, IX, 2, Воронеж, 1937.— 11. Петров В., К познанию кавказских уклеек (genus Alburnus Heck.), Изв. Бак. ихт. лаб., II, 1, Баку, 1926.— 12. Правдин И. Ф., Руководство по изучению рыб, вып. 1, Сельхозгиз, М.— Л., 1931.— 13. Соловьева Н., Время закладки зимнего кольца и начала прироста на чешуе сельди (Clupea harengus) в различных районах Баренцова моря, Тр. Полярн. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океаногр., вып. 2, Мурманск, 1938.— 14. Сыч-Аверинцева Н. В., О меристических признаках некоторых представителей сем. Salmonidae реки Лены. Рыбн. хоз-во Якутии, Тр. Якут. рыбохоз. ст., вып. II, 1933.— 15. Томпсон, К вопросу об определении возраста рыб по чешуе, Из сб. статей по методике определения возраста и роста рыб, изд. Сиб. ихт. лаб., Красноярск,— 1926.— 16. Тремпович П. В., Дифференцированная окраска чешуи промысловых рыб для определения возраста, Бюлл. Всекасп. научно-рыбохоз. экспед., 3—4, Баку, 1932.— 17. Чугунов Н. Л., Определение возраста и темпа роста рыб по костям, Сб. статей по методике определения возраста и роста рыб, изд. Сиб. ихт. лаб., Красноярск, 1926.— 18. Nikolukin N. J., Über Kreuzungsversuche an Knochenfischen, Zool. Anz., Bd. 112, H. 11—12, 1935.— 19. Segerstråle S., Über die jährlichen Zuwachszonen der Schuppen und die Beziehungen zwischen Sommertemperatur und Zuwachs bei Abramis brama, Acta Zool. Fennica, 13—14, 1932.— 20. Welykochatjko Th. D., Über den Hybriden Scardinius erithrophtalmus L. × Alburnus L., Zool. Anz., Bd. 91, II, 1/4, 1930.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXVII 1948 ВЫП. 2

О РОЛИ ХИЩНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В РАСПРОСТРАНЕНИИ БЛОХ ГРЫЗУНОВ

И. П. БРОМ, З. М. ВОВЧИНСКАЯ и Л. В. ФЕДОРОВА

Иркутский государственный противочумный институт Сибири и Дальнего Востока (директор — Н. Т. Быков; научный руководитель — д-р мед. наук Н. А. Гайский)

При экологическом изучении млекопитающих, хищных зверей обычно рассматривают с положительной стороны, считая их санитарами степей и, в некоторых случаях, регуляторами численности грызунов — носителей опасных инфекций.

За годы работ в Забайкалье нам удалось собрать дополнительный материал по биологии и паразитофауне хищных млекопитающих, позволяющий рассмотреть сейчас роль этих хищников не только с положительной, но и с отрицательной стороны.

Общеизвестно, что блохи являются главными передатчиками опасных инфекций, а существующий в природе переход этих паразитов с одних животных на других способствует более широкому распространению этих инфекций. В этом отношении активность самих животных, как и контакт их друг с другом, приобретает большое эпизоотологическое значение.

По данным Фетисова и Хрусцелевского, юго-восточную часть территории Забайкалья населяют 40 видов млекопитающих, из них насекомоядных 4, рукокрылых 4, хищных 9, грызунов 21 и копытных 2. К теме нашего сообщения имеют прямое отношение только хищники и грызуны, которые и рассматриваются в последующем изложении. Из хищных млекопитающих в юго-восточном Забайкалье наиболее многочисленными считаются степные хорьки (Putoris eversmanni), солонгой (Mustela altaica) и корсаки (Vulpes corsac). Волк (Canis lupus) и лисица (Vulpes vulpes) здесь менее многочисленны; все же и они обычны. Остальные виды, а именно: ласка (Mustela nivalis), колонок (Mustela sibirica), барсук (Meles leptorchyn.) и манул (Felis (Otocolobus) manul) встречаются редко. Следовательно, только первые пять видов могут занимать значительное место в биоценозе энзоотичного очага, эпизоотологическую роль которых мы главным образом и сочли необходимым осветить ниже.

При определении эпизоотологической роли того или иного млекопитающего доминирующее значение, как известно, имеют формы и степень контакта с млекопитающими других видов. В данном случае контакт хищных зверей с грызунами приобретает особую важность.

Из грызунов в забайкальском очаге почти повсеместно распространены следующие виды: даурская пищуха (Ochotona daurica), тарбаган (Marmota sibirica), даурский суслик (Citellus dauricus), тушканчик (Allactaga saltatorius), даурский хомячок (Cricetulus barabensis), хомячок джунгарский (Phodopus sonarus), полевка Брандта (Microtus (Lasiopodomys) brandti) и стадная полевка (Stenocranius gregalis). С этими грызунами в бесснежное время года хищные млекопитающие имеют наиболее заметный контакт. Контакт хищников с другими грызунами из очага опасных

инфекций, менее многочисленными, в частности зайцем толаем (Lepus tolai), алтайскими пищухами (Ochotona alpina), крысами (Rattus norvegica), мышами малютками (Microtus minutus), унгурскими полевками (Microtus ungurens), полевками Михно (Microtus michnoi) и монгольскими полевками (Microtus mongolicus), проявляется в гораздо меньшей степени.

Формы контакта, при которых происходит заражение хищников блохами грызунов, весьма различны и проявляются они главным образом при посещении хищниками нор грызунов, в процессе поедания свежедобытых зверьков и трупного материала.

Волк в условиях степей юго-восточного Забайкалья обычно устраивает свое логово в расщелинах скал или под каменными плитами. Норы грызунов, например тарбагана, он хотя и занимает, но очень редко. В последнем случае возможность его заражения блохами тарбагана очевидна. Лисица занимает норы тарбагана более часто, предварительно расширив их входы, как это делает и волк. Близкий родственник лисицы — корсак проникает в норы тарбагана совершенно свободно, не расширяя их входов. Этот хищник в условиях степей юго-восточного Забайкалья выводит своих детей обычно в норах тарбагана, как заброшенных, так и временно оставленных. В них он скрывается при первой опасности, в них же залегает на дневку. Доказательством обычного посещения служат не только наши непосредственные наблюдения, при которых в степи приходилось отмечать погоню взрослого тарбагана за корсаком, забежавшим в нору хозяина, но и частое попадание как молодых, так и взрослых корсаков в капканы, поставленные на тарбаганов.

В первой половине августа нам пришлось наблюдать семью корсака, члены которой бродили в радиусе 300 м от выводковой норы и проводили дневку то в одной, то в другой тарбаганьей норе. На этом участке корсачата вели игры, перебегали с сурчины на сурчину и часто лазили в жилые и нежилые норы тарбагана. Не менее оживленную деятельность в тарбаганьих норах ведет степной хорек. Очень часто, как и корсак, этот хищник попадает в капканы, поставленные на тарбаганов. Отмечен случай, когда семья хорьков, поселившись в гнездовой норе тарбагана и уничтожив ее хозяев, через восемь суток покинула эту нору и переселилась в другую. Нередки случаи, когда хорек умерщвляет попавшегося в капкан тарбагана, забегает в его нору и живет там до полной утилизации добычи. Еще меньший по размеру хищник — солонгой — живет очень часто не только в норах тарбагана, т. е. крупных грызунов, но и в норах даурской пищухи, монгольского тушканчика и даурского суслика. Нам неоднократно приходилось наблюдать солонгоя, выбегающего из норы тарбагана и перебегающего в другую. То же самое следует сказать о солонгоях, поселившихся или добывающих себе корм в норах только что упомянутых мелких грызунов. Очень часто эти хищники отлавливаются у нор пищух, тушканчиков и сусликов.

Все отмеченные здесь случаи посещения нор свидетельствуют о наличии тесного контакта между хищниками и грызунами, при которых происходит заражение хищников блохами.

Посещая норы грызунов, многие хищники нередко занимают их под свое постоянное жилище, другие живут здесь временно или посещают их для охоты за хозяевами. Описываемые здесь хищные млекопитающие в условиях степей юго-восточного Забайкалья питаются главным образом грызунами. В процессе поедания добытого грызуна хищники, как показали проведенные опыты, также могут заражаться блохами, причем степень поедания (следовательно, и степень посещения норы) того или иного грызуна, вероятно, может говорить нам и о степени заражения хищника блохами, специфичными для данного вида грызуна. Павлов [2], наблю-

давший волков в Забайкалье, отмечал, что в бесснежное время года они в основном питаются здесь тарбаганами. В результате просмотра вскрытых желудков взрослых волков и исследования пищевых остатков, найденных близ волчьих логовов, мы также констатировали частое поедание этим зверем тарбаганов. Кроме того, волки, обитающие в степной полосе, в весеннее и летне-осеннее время питаются также даурскими пищухами и даурскими сусликами.

Кормовые объекты корсака, хорька и солонгоя характеризуются данными табл. 1. Соотношение видов грызунов в питании этих хищников приведено в табл. 2.

Таблица 1

Состав пищи корсака, степного хорька и солонгоя в летнее время (данные просмотра 18 желудков корсаков, 45 желудков хорьков и 11 желудков солонгоев)

Объекты корма	Корсаки (% встречи)	Хорьки (% встречи)	Солонгои (% встречи)
Грызуны	89	48,4	99,1
Хищные (хорьки и корсаки)	5,5	4,4	—
Млекопитающие, ближе не определенные	16,5	17,6	—
Птицы	5,5	2,2	0,9
Насекомые	22	13,2	—

Отметим, что корсаки и хорьки поедают главным образом молодых тарбаганов. Взрослых тарбаганов они добывают исключительно редко.

Питание хищников падалью, в том числе и трупами грызунов, с последующим переносом этих трупов с одного места на другое, имеет также важное значение. Типичными представителями таких переносчиков считаются волк и лисица. Павлов [2] однажды заметил, что кто-то разрывает яму с отбросами и поставил около нее капканы. В первую же ночь капканами было отловлено два хорька. В целях наблюдения за поведением хищников мы пользовались пылевыми площадками, расположенными около ям с отбросами тарбаганьего промысла. В результате было установлено посещение ям волками, лисицами, корсаками, хорьками и солонгоями. Упомянем также случай из нашей практики. В желудке двух хорьков и одного корсака были найдены однажды волосы и часть лапы хорьков и корсаков. Вместе с этим мы нашли несколько обломков про-

Таблица 2

Соотношение видов грызунов в питании корсака, степного хорька и солонгоя

Объекты корма	Корсаки (% встречи)	Хорьки (% встречи)	Солонгои (% встречи)
Тарбаган	44	13,2	—
Даурский суслик	—	13,2	—
Даурская пищуха	55	15,4	27,2
Тушканчик	—	2,2	—
Даурский хомячок	16,5	4,4	9,1
Стадная полевка	22	4,4	36,5
Полевка Брандта	—	—	27,2

бирки и кусочек автопокрышки. По этим предметам мы заключили, что звери поедали своих собратьев из трупных ям.

Все эти наблюдения сделаны летом и осенью, когда степная фауна изобилует живыми грызунами.

После отыскания трупа или ловли живого грызуна одинокие звери поедают добычу сразу или переносят в ближайшее укромное место. Иначе вынуждены поступать родители, кормящие потомство. Утолив собственный голод, они утаскивают корм для детей, иногда на значительное расстояние. Так, в волчьем логове, отстоявшем на 12—13 км от ближайших сурчин, мы обнаруживали остатки тарбаганов. Корсаки, переносившие корм детям, наблюдались нами на расстоянии около 6 км от их нор. Таким образом, выкармливание хищниками потомства, связанное с переносом добычи, а следовательно и блох, ведет к контакту между грызунами довольно отдаленных участков.

Некоторые авторы, описывая различных зверей, утверждают, что они ведут только ночной образ жизни. Наблюдая этих зверей в Забайкалье, мы пришли к выводу, что они охотятся не только ночью, но и при солнечном свете, поздним вечером и ранним утром. Обладая развитыми чувствами и покровительственной окраской, они обычно первые замечают человека и затаиваются или прячутся в норы. Это одинаково относится к волку и к корсаку. Так же, как и Свириденко [3], мы считаем, что наибольшая активность хорька проявляется ранним утром и вечером. Ведя охоты не только ночью, но и днем, звери, независимо от доступа в норы, имеют возможность ловить различных грызунов, как ночных, так и дневных, заражаясь при этом различными видами блох.

Рассмотренные здесь биологические особенности хищников указывают на весьма тесную связь двух групп млекопитающих — хищников и грызунов, возникающую при посещении хищниками нор грызунов и через питание и разнос по степи трупного материала. Эта связь, как увидим далее, приобретает важное эпидемиологическое значение.

Летняя фауна блох некоторых хищных млекопитающих Забайкалья была известна по работам Иоффа [1], Тифлова [4] и Павлова [2]. Однако в распоряжении упомянутых авторов было незначительное количество сборов. Так, с волка был получен лишь один августовский сбор, с ласки также один сбор за сентябрь и только с хорьков они имели 15 сборов, причем для 12 из них время сбора не разграничено на летний и зимний периоды, а дано суммарно: с августа по декабрь. Блохи хищников в этих работах представлены только 10 видами. Корсаки, солонгои и барсуки оставались в этом отношении неизученными.

Для изучения фауны блох хищных млекопитающих юго-восточного Забайкалья нами в весенний и летне-осенний периоды за ряд лет было исследовано 605 хищников; из них: 4 волка, 105 корсаков, 9 ласок, 67 солонгоев, 412 хорьков и 8 барсуков. С этих хищников было собрано и исследовано более 15 000 блох, количественный видовой состав которых и распределение представлены в табл. 3.

Таким образом, на хищных млекопитающих юго-восточного Забайкалья всего было обнаружено 22 вида блох.

Из числа перечисленных видов, как отражено в данных табл. 3, основным паразитом почти всех хищников в условиях Забайкалья считается P. irritans. Блоха этого вида, являющаяся, между прочим, специфическим паразитом жилища человека, собрана в количестве 9 077 экземпляров и составляет 60,5% всех сборов. Следующий вид — Ch. homoeus, встречающийся на всех хищниках, является специфическим паразитом для хищников и составляет 8,3% всех сборов. Из предствленного списка блох необходимо отметить еще два вида: P. flabellum, специфичный для барсуков (0,02%), и Ar. sinensis, специфичный для даурских ежей (Erinaceus dauricus) (0,02%). Блохи остальных 18 видов, обнаруженные на хищни-

ках, являются паразитами грызунов, обитая как на самих животных, так и в их норах. На первом месте здесь стоят блохи тарбаганов, именно Or. silantiewi, которые составляют 10,9% всех блох, собранных с хищников. На втором месте (7,6%) — блохи вида F. luculenta, встречающиеся

Таблица 3

Видовой состав блох, собранных с хищников Забайкалья

	Волк	Корсак	Ласка	Солонгой	Хорек	Барсук
	Время сбора					
	V, VII, VIII	V, VI, VII VIII, IX, X	V, VII, VIII, IX	V, VI, VII, VIII, IX, X	IV, V, VI, VII, VIII IX, X	V, VIII, IX
Общее количество собранных блох	59	6413	71	541	7719	209
Среднее количество блох, приходящееся на одного хищника	14,8	61,1	7,8	8,2	18,9	26,1
Максимум блох на одном хищнике	35	476	26	77	178	80
Виды блох (в %):						
Pulex irritans L.	86,4	70,2	2,8	3,1	57,8	18,2
Oropsylla silantiewi W.	8,5	3,7	—	0,4	17,6	14,4
Chaetopsylla homoeus Rh.	5,1	5,3	7,1	2,6	9,8	62,6
Frontopsylla elata luculenta J. et R.	—	2,0	36,6	55,4	8,8	—
Ctenophyllus hirticrus J. et R.	—	11,7	1,4	5,3	0,9	0,5
Rhadinopsylla dahurica J. et R.	—	3,0	4,2	15,0	1,4	—
Amphalius runatus J. et R.	—	3,2	2,8	2,3	0,5	—
Ceratophyllus tesquorum sungaris J.	—	0,1	4,2	10,2	1,9	—
Neopsylla bidentatiformis W.	—	0,2	1,4	2,6	0,5	—
Neopsylla pleskei orientalis I. et Arg.	—	0,05	7,1	0,5	0,1	—
Amphipsylla primaris mitis J.	—	—	29,6	0,5	0,05	—
Ophthalmopsylla praefecta J. et R.	—	0,2	—	0,9	0,06	—
Rhadinopsylla rothschildi Joff	—	—	—	0,4	0,24	—
Frontopsylla wagneri I.	—	0,07	2,8	0,4	0,13	—
Pectinoctenus pavlovskii J.	—	0,07	—	—	0,08	—
Paraceras flabellum W.	—	0,01	—	—	—	4,3
Neopsylla abagaitui Joff	—	—	—	—	0,06	—
Archaeopsylla sinensis J. et R.	—	0,07	—	—	—	—
Ophthalmopsylla kukuschkini J.	—	—	—	0,2	0,03	—
Ceratophyllus calcarifer W.	—	0,03	—	—	—	—
Amphipsylla vinogradovi I.	—	0,01	—	—	0,01	—
Stenoponia formozovi J. et Tifl.	—	—	—	0,2	—	

как оказалось, на всех степных грызунах Забайкалья, при этом в значительном количестве.

Из паразитов других грызунов на третьем месте надо поставить блох даурской пищухи, а именно Ct. hirticrus и A. runatus, составивших 7,2% всех сборов. Блохи даурского суслика вида C. tesquorum в наших материалах представлены в незначительном количестве (1,4%), что объясняется низкой плотностью сусликов, вследствие чего они являются более редким объектом охоты хищников в местах наших исследований.

Остальные 13 видов блох, обычно паразитирующих на различных грызунах, т. е. пищухах, сусликах, полевках и хомячках, обнаружены на хищниках в разном количестве. Эти блохи составили 4,1% всех наших сборов.

Таким образом, мы можем считать установленным, что фауна блох хищников в весенне и летне-осеннее время состоит из блох, специфичных для самих хищников, т. е. P. irritans и Ch. homoeus, причем первый вид специфичен и для человека. Блохи этих двух видов встречены на хищниках в таком количестве: на волке — 91,5%, барсуке — 85,1%, корсаке — 75,5%, хорьке — 67,6%, ласке — 9,9% и солонгое — 5,7%. Блохи, не специфичные для хищников и паразитирующие главным образом на грызунах, встречены на солонгое в количестве 94,5%, на ласке — 90,1%, хорьке — 32,4%, корсаке — 24,5%, барсуке — 14,9% и волке — 8,5%.

Обнаружение на хищниках блох P. irritans, специфичных для человека и его жилища, объяснялось ранее переходом этих блох из жилищ человека во время посещения хищниками населенных пунктов. Как видно из приведенных нами данных, такая точка зрения не может считаться в настоящее время правильной. P. irritans мы должны считать не только паразитом человека, но и паразитом хищных млекопитающих.

На основании приведенных материалов нам представляется сейчас возможность осветить и эпизоотологическую роль хищников.

Общеизвестно, что эпидемиям опасных инфекций предшествуют более или менее интенсивные эпизоотии среди грызунов. В Забайкалье эпизоотии наблюдались ранее среди даурских пищух, тарбаганов, даурских сусликов, стадных полевок, полевок Брандта и монгольских тушканчиков. Установлена также значительная зараженность блох этих грызунов во время эпизоотий. Экспериментальными исследованиями последних лет выяснены механизм и пути распространения опасных инфекций грызунов через определенные виды блох. Что касается хищников, то, несмотря на наличие разностороннего контакта их с грызунами, они с эпизоотологической точки зрения почти не изучались.

Представленные в настоящей статье материалы с очевидной ясностью свидетельствуют о возможности заражения хищников опасными инфекциями и через блох грызунов, переходящих на них в больших количествах. Имеющиеся в нашем распоряжении материалы позволяют рассматривать хищников не только как жертвы, но и как возможных распространителей инфекций через блох. Эту мысль в свое время высказал Иофф (1929) при анализе фауны блох хорьков, распространенных на юго-востоке РСФСР.

При изучении возможной роли отдельных видов этих паразитов в эпизоотологии опасных инфекций в Забайкалье установлено, что основными распространителями вируса являлись блохи тарбагана вида O. silantiewi и блохи сусликов, в частности вид C. tesquorum, причем в распространении тех и других блох среди грызунов есть свои особенности. Если блохи сусликов распространяются непосредственно самими грызунами, то блохи тарбагана, которые являются специфическими паразитами последних и неохотно покидают своего хозяина и его гнездо, распространяются в значительной степени хищниками, в паразитофауне которых они занимают второе место. В особенности в этом отношении необходимо подчеркнуть роль таких хищников, как хорьки и корсаки, имеющих свободный доступ к гнездам тарбаганов и питающихся этими животными. Наиболее высокий процент блох тарбагана отмечается именно у хорьков (17,6%).

В распространении блох грызунов принимают участие почти все хищники, причем наиболее подвижные и активные хищники имеют и более разнообразный видовой состав блох. Так, на хорьках обнаружено 16 видов блох грызунов, на корсаках — 13, на солонгоях — 14, на ласке — 9, на барсуке — 2, на волке из блох грызунов отмечены только блохи тарбагана. Небезынтересно привести здесь материалы по сезонному изменению количества блох тарбагана на корсаках и хорьках, представленные в табл. 4.

Из табл. 4 видно, что количество блох на хищниках увеличивалось к концу лета и достигало максимума в августе и сентябре, что совпадало с сезоном наиболее интенсивных эпизоотий в Забайкалье.

Таблица 4

Распределение блох тарбагана (O. silantiewi) на корсаках и хорьках по месяцам

Месяц	Количество		Общее количество снятых блох		Среднее количество блох на одного		Блох O. silantiewi	
	корсаков	хорьков	с корсаков	с хорьков	корсака	хорька	на корсаках	на хорьках
Апрель	1	5	135	92	3	18,4	1,5	2,2
Май	9	24	318	405	35,3	16,9	1,9	17,3
Июнь	23	65	251	513	10,9	7,9	2,4	19,9
Июль	19	58	703	731	37,0	12,6	3,8	6,8
Август	20	143	647	2745	32,4	19,2	3,7	17,4
Сентябрь	18	108	1526	2957	84,8	27,4	5,2	21,1
Октябрь	15	9	2834	276	188,9	30,7	3,4	13,8

Солонгой и ласка, благодаря своим незначительным размерам, являются также частыми посетителями нор сусликов и пищух. На солонгое и ласке специфические блохи хищников встречены летом в незначительном количестве. От 90,1 до 94,3% всех встреченных на них блох принадлежало к видам последних, специфичным для грызунов.

Солонгой имеет самый высокий процент обилия сусликовых блох (C. tesquorum) (10,2%) и может быть активным распространителем этих блох, имеющих важное эпизоотологическое значение. Наравне с лаской солонгой может быть важным разносчиком инфекций среди мышевидных грызунов.

Хищники собирают блох не только с живых грызунов, на которых могут быть инфицированные блохи. В неменьшей степени может иметь место переход блох при поедании хищниками трупов павших от эпизоотий. При этом необходимо указать, что блохи тарбаганов, например, не сразу покидают труп. Они часто держатся даже на снятых тарбаганьих шкурках по 2—3 дня (Сукнев, 1923, и др.). Процент зараженности тарбаганьих блох, собранных с павших тарбаганов в Монголии, достигал однажды 84,5%.

Общеизвестно, что больные грызуны наиболее заражены паразитофауной и, являясь более легкой добычей для хищников, способствуют тем самым увеличению численности инфицированных на них блох.

На первый взгляд может показаться, что хищники являются только собирателями блох. Однако этому противоречат прежде всего биологические особенности самих блох. Являясь временными паразитами, блохи могут оставлять своего хозяина, переходя в его гнездо; здесь может происходить откладка блохами яиц и развитие других стадий метаморфоза. Кроме того, блохи степных грызунов Забайкалья по специфичности питания относятся к группе эвритопных видов, свободно переходящих с одного хозяина на другого, ведущего сходный образ жизни. Уходу блох с хищников способствует разница в волосяном покрове хищников и грызунов, а также способность блох различать запах своего или своих специфических хозяев (Sgonina, 1935). Широкому же распространению блох как среди грызунов, так и по их гнездам превосходно способствует бродячий образ жизни хищников, неразборчивость в выборе временного убежища и охота их за грызунами.

Подтверждением отмеченного в природе обмена блохами среди грызунов и хищников служат факты обнаружения на грызунах блох хищни-

ков. На тарбаганах, например, обнаружены специфичные для хищников блохи вида P. irritans в количествах от 0,2 до 14, 16%. На сусликах, пищухах и тушканчиках этот вид встречен в количествах от 0,07 до 0,9%. Ch. homoeus встречена на тарбаганах и пищухах в количествах от 0,1 до 0,2%.

В свете представленных материалов роль хищников как санитаров и регуляторов численности грызунов расширяется до роли распространителей инфекции в эпизоотических точках.

Кроме того, до последнего времени эпизоотология не объясняет механизма возникновения ограниченных эпизоотий, начинающихся одновременно в различных участках. Представленные нами материалы дают до некоторой степени возможность более просто объяснить этот факт рассеиванием вируса хищниками через зараженных блох, которых хищники приносят с неблагополучной территории на незараженные участки.

Литература

1. Иофф И. Г. и др., Сб. работ противочумной организации Вост.-Сиб. края за 1929—1931 гг., т. I, Иркутск, 1933.—2. Павлов Е. И., Сб. работ противочумной организации Вост.-Сиб. края за 1932 и 1933 гг., Иркутск, 1935.—3. Свириденко П. А., Тр. по защите растений, сер. IV, вып. 4, 1935.—4. Тифлов В. Е. и Павлов Е. И., Вестн. микроб., эпидем. и паразитол., XV, вып. I, 1936.—5. Radde G., Reisen im Süden von Ost-Sibirien, S.-Pb., 1862.

РЕЦЕНЗИИ

А. В. ИВАНОВ, Г. К. ПЕТРУШЕВСКИЙ, Ю. И. ПОЛЯНСКИЙ, А. А. СТРЕЛКОВ и А. С. МОНЧАДСКИЙ, под редакцией Ю. И. ПОЛЯНСКОГО, **БОЛЬШОЙ ПРАКТИКУМ ПО ЗООЛОГИИ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ,** часть 1, Учпедгиз, 1941, 436 стр.; часть 2, изд-во «Сов. наука», 1946, 631 стр.

Значение больших практикумов в системе биологического университетского образования очень велико. Во время их прохождения студенты глубоко знакомятся с избранной специальностью и овладевают основными методами работы. Несмотря на это, до сего времени ни по одной специальности не было руководства для большого практикума. В связи с таким положением выход в свет рецензируемой книги надо рассматривать как большое событие.

Прежде чем переходить к детальному разбору отдельных глав, необходимо сделать несколько замечаний общего характера. Книга составлена в большей своей части коллективом кафедры зоологии беспозвоночных Ленинградского университета, т. е. той кафедры, на которой впервые в нашей стране был организован большой практикум по зоологии беспозвоночных. Авторы сами в течение ряда лет ведут этот практикум, работают по той или иной группе беспозвоночных и поэтому большинство глав книги является оригинальными произведениями, как по тексту, так и по иллюстративному материалу. Можно без преувеличения сказать, что некоторые главы не имеют себе равных в мировой учебной литературе. Вместе с тем надо отметить, что главы, посвященные группам, по которым авторы сами не работали, например губкам, пиявкам, олигохетам и ракообразным, и которые написаны в основном по литературе, значительно слабее и трафаретнее. Кроме обычных объектов, изучаемых на большом практикуме,— туфелька, гидра, печеночная двуустка, дождевой червь, речной рак, морская звезда и т. д.,— авторы рассматривают и ряд форм, изучаемых обычно на пресноводных и морских биологических станциях, и, таким образом, книга эта является пособием не только для работы в лаборатории, но и при прохождении летней практики.

Что касается общего распределения материала, то в общем размеры отдельных глав довольно пропорциональны. На первый взгляд бросается в глаза сравнительно очень небольшой объем главы о насекомых (всего 95 страниц), но авторы вполне правильно пишут в предисловии к 2-й части, что сделано это вполне сознательно, чтобы не дублировать руководства по энтомологии. Если бы дать описание насекомых в должном объеме, они совершенно заслонили бы все остальное, а ведь данное руководство должно охватить всех беспозвоночных. Безусловно несколько гипертрофирован раздел, посвященный моллюскам (162 стр.!), причем, на наш взгляд, не совсем оправданно (см. ниже).

Переходим к рассмотрению отдельных глав.

Часть 1. В этой части рассматриваются следующие группы: простейшие, губки, кишечнополостные, плоские черви, немертины, круглые черви, коловратки и кольчатые черви. Несколько непонятно, почему в эту часть не включены и сипункулиды, с которых начинается 2-я часть. Три страницы, отведенные на эту группу, были бы ничтожной добавкой к 1-й части, вместе с тем сипункулид был бы гораздо правильнее рассматривать вместе с кольчатыми червями. Кроме перечисленных групп, в начале этой части имеется довольно обширное «введение», в котором даются методические указания по изучению живых объектов, по микроскопической технике, по вскрытию и т. д. Это введение безусловно очень полезно, особенно, пожалуй, в части микротехники. Особенно следует отметить составленный А. В. Ивановым раздел с описанием методов реконструкции по срезам; он будет полезен не только студентам, но и самостоятельным работникам.

Несколько особое место во введении занимает раздел «О постановке практикума по зоологии беспозвоночных» (автор Ю. И. Полянский), который содержит ряд принципиальных установок по ведению большого практикума. С большинством из них мы должны полностью согласиться и отметить, что при ведении большого прак-

тикума по зоологии беспозвоночных в Московском университете мы придерживаемся таких же принципов. В частности, вполне правильно мнение авторов, что при невозможности, из-за недостатка времени, пройти на большом практикуме все группы беспозвоночных, необходимо итти по линии уменьшения числа изучаемых групп, не снижая уровня их проработки.

С одной установкой автора, однако, по нашему мнению, согласиться нельзя. Автор пишет (стр. 5): «План прохождения расширенного (т. е. большого, примечание наше) практикума по зоологии беспозвоночных должен составляться индивидуально (разрядка наша) занимающимся совместно с руководителем. При этом нужно избегать трафарета и учитывать индивидуальные научные склонности и интересы студента». По нашему мнению, такой подход к проведению большого практикума неправилен и может привести к односторонней и вредной специализации студента, еще не полностью освоившего свой предмет. Большой практикум в одинаковом объеме должны проходить все студенты, специализирующиеся по зоологии беспозвоночных. Индивидуальные отклонения по склонностям и интересам студента могут допускаться только в порядке дополнительных занятий.

Простейшие (авторы: Ю. И. Полянский — жгутиковые и споровики — и А. А. Стрелков — корненожки и инфузории). Эта глава, безусловно, очень удачна и не вызывает больших возражений. Сделаем только следующие мелкие замечания: 1) При описании морских корненожек (стр. 41) сказано «...на псевдохитиновую основу приклеиваются (разрядка наша) многочисленные посторонние частички — песчинки и т. д....» На наш взгляд, это не совсем удачное выражение, так как образование скелета у этих форм идет более сложно, путем захватывания определенного материала в плазму и откладывания его затем в виде скелета. 2) При описании разноресничных инфузорий безусловно надо было бы дать описание такой обычной и интересной формы, как Spirostomum. 3) При описании грегарин из «мучного червя» (стр. 97) сказано, что в нем паразитируют три вида: G. cuneata, G. polymorpha и G. steini. Желательно было бы дать краткое сравнительное описание этих видов или хотя бы их рисунки, как это удачно сделано для грегарин дождевого червя. Непонятно, почему описание движения грегарин иллюстрируется примером Gr. munieri, о которой в тексте ни слова не говорится. 4) При описании спор Nosema apis (стр. 115) почему-то приведен рисунок совершенно другой формы — Glugea anomala (рис. 141). Такая неточность, по нашему мнению, недопустима. Нозема настолько важный объект, что по ней можно бы дать новые оригинальные рисунки, а не ограничиваться рисунком (рис. 142) почти сорокалетней давности, переходящим из учебника в учебник.

Губки (автор А. А. Стрелков). В этой главе описаны два представителя — Sycon из наших северных морей и бадяга. Следует отметить следующее: 1) Очень неудачен рисунок 152 (стр. 122), изображающий общий вид бадяг. Его надо было бы сделать оригинальным и более четким. 2) Жалко, что для бадяг не приведен опыт по регенерации маленькой губки из отдельных изолированных клеток. Этот опыт довольно прост и вместе с тем оживил бы несколько сухое и сугубо морфологическое изучение губок.

Кишечнополостные (автор Ю. И. Полянский). Эта глава, естественно, начинается описанием такого классического объекта, как гидра. Описание это, занимающее 10 страниц и иллюстрированное 15 рисунками, составлено очень хорошо и вполне исчерпывающе; даны методы изучения как живого объекта, так и отдельных его клеток. Хорош подбор рисунков, часть которых безусловно войдет в нашу учебную литературу.

По гидроидам дано описание ряда представителей, причем подобраны, описаны и иллюстрированы они удачно и достаточно полно. Следует отметить очень хорошие оригинальные рисунки 186, 198 и 202. Все другие группы кишечнополостных (сцифомедузы, восьмилучевые коралловые полипы, актинии и гребневики) описаны также хорошо и достаточно подробно. Объекты подобраны безусловно удачно и все могут быть легко доступны учащимся, если не зимой в лаборатории, то летом на практике. Особенно следует отметить описание сидячей медузы Halycystis, интересного и вместе с тем мало описываемого в литературе объекта.

Ресничные черви (автор А. А. Стрелков). Количество страниц (40), отведенных на эту группу, сравнительно с другими группами червей, например круглыми (см. ниже), указывает, что авторы обратили на нее большое внимание. С этим можно в общем согласиться, так как на ресничных червей в других руководствах обращается обычно мало внимания, а группа эта, как правильно отмечает автор, очень интересная и важная. Однако некоторой перегрузкой материалом эта глава все же страдает. В ней рассматриваются шесть представителей. Основным представителем служит так называемая «белая планария» (Dendrocoelum lacteum); ей посвящено 15 страниц. Это, конечно, слишком много. Происходит это от того, что кроме материала, связанного с непосредственным изучением данного объекта, даны и некоторые сведения теоретического характера, например по терминологии частей половой системы, которые излишне загружают текст и безусловно отвлекут студента от непосредственной работы над объектом. Некоторое увлечение описанием различных форм, видимо, отвлекло автора от введения в эту главу кое-какого экспериментального материала, который в данном случае сам напрашивается, а именно описа-

ния хотя бы простеньких опытов по регенерации планарий — классических объектов в этом отношении.

Паразитические черви — сосальщики, ленточные черви, круглые черви, волосатиковые, колючеголовые (автор А. А. Стрелков). Особого акцента на паразитические объекты в данной книге не делается. Несмотря на это, все основные объекты более или менее подробно разобраны.

Основным объектом по сосальщикам служит не классическая Fasciola (ей отведено второе место), а трематоды из лягушки Dolichosaccus rastellus или Opisthioglyphe ranae. С этим, пожалуй, можно в общем согласиться, так как объекты эти по ряду соображений (мелкие размеры, довольно большая прозрачность) удобны для исследования. Вместе с тем приходится «заступиться» за Fasciola. Этому объекту отведено всего пять страниц, причем почему-то не приведено совершенно описаний поперечных разрезов. Объект этот настолько важен, что для него необходимо было бы дать серию рисунков таких срезов, как это удачно сделано для планарии. Некоторое сомнение вызывает включение в книгу трудно доступного объекта — Nitzschia sturionis; ведь сами авторы в предисловии ко 2-й части пишут: «авторы излагают лишь тот материал, который действительно может быть самостоятельно изучен в лаборатории» (разрядка наша).

Ленточные черви изложены очень удачно — пожалуй, трудно что-либо прибавить и что-либо убавить. Особенно следует отметить описание изучения развития Diphyllobothrium. Проведение такого изучения, безусловно, будет очень полезно для студента и оживит несколько морфологический характер всего практикума.

Круглые черви даны очень кратко (всего 20 страниц), причем подробно на 16 страницах, с 25 рисунками, разобрана только лошадиная аскарида. Остальные четыре страницы отведены трихине и Rhabditis. Необходимо было дать хотя бы описание острицы, что заняло бы не более двух-трех страниц.

Волосатиковые и колючеголовые даны очень хорошо, ясно и выпукло. Надо сказать, что до появления этого руководства проработка их на большом практикуме была очень трудной. Сейчас они стали легко изучаемыми объектами, чему способствуют очень удачные оригинальные рисунки.

Немертины (автор А. В. Иванов). Эта глава составлена очень хорошо. Удачен сам принцип изложения этой группы — детальное рассмотрение одного представителя и затем сравнительное изучение других объектов. В результате у работающего, безусловно, получится достаточно полное представление о всей группе, чему способствует и даваемое в этой главе описание личиночных форм. Основной объект — Lineus — выбран также очень удачно. Изучению других объектов, безусловно, очень помогут оригинальные рисунки поперечных разрезов. По нашему мнению, эта глава принадлежит к числу лучших глав всего труда.

Коловратки (автор Ю. И. Полянский). Трудная для изучения группа коловраток дана достаточно подробно, как в смысле деталей описания, так и в отношении количества представителей. Что касается основного объекта, то, на наш взгляд, лучше было бы взять таковым не Epiphanes, а Asplanchna, как форму более крупную, совершенно прозрачную и поэтому очень удобную для изучения внутреннего строения.

Первичные кольчецы, динофилиды и многощетинковые черви (автор А. В. Иванов). Первый вопрос, который встает при рассмотрении этих глав, это систематическое положение двух первых групп. В начале 1-й главы автор очень определенно подчеркивает примитивность архианнелид и значение их изучения при исследовании филогенеза высших Protostomia. В связи с такой установкой этой группе отводится 10 страниц и представитель ее Polygordius описывается с исключительной полнотой.

Нам кажется, что это не совсем правильно. Во-первых, нужно ли в такого рода руководстве так подчеркивать теоретические вопросы и в связи с этим выпячивать ту или иную группу, тем более, что вопрос о положении архианнелид в системе и об их филогенетическом значении не так уже бесспорен, как это можно заключить из того, что пишет автор. Вспомним, как они трактуются Н. А. Ливановым в «Руководстве по зоологии».

Сказанное относится еще в большей степени ко второй группе — динофилидам. И Polygordius, и Dinophilus, бесспорно, очень интересные объекты, знакомство с которыми очень полезно каждому зоологу, но это не объекты для большого практикума, а для углубленной работы на морской биологической станции и, на наш взгляд, даже не студенческого, а аспирантского масштаба. Может быть, в дальнейшем полезно было бы выделить из данного руководства ряд объектов в особое «пособие» при работе на морской биологической станции.

Многощетинковые черви (автор А. В. Иванов). Эта глава, на наш взгляд, должна рассматриваться как одна из лучших глав 1-й части. Очень удачен принцип изучения группы — детальное рассмотрение двух представителей и затем менее детальное изучение ряда форм. Оба основных представителя — Nereis и Arenicola — выбраны очень удачно, они легко доступны для любой лаборатории. По этим объектам необходимо сделать следующее замечание: зачем понадобилось автору портить все описание Nereis плохим и устаревшим рисунком 480? Неужели

автор не мог дать нового, оригинального рисунка? Описание других полихет сделано хорошо, и объекты подобраны удачно. Особенно следует отметить серию рисунков к разделу «Вскрытие различных полихет» (рис. 506, 507 и 508). Эти рисунки вместе с рисунком по анатомии Nereis (рис. 485) исключительно ценны и безусловно широко войдут в литературу.

Малощетинковые черви (автор Г. К. Петрушевский). Если предыдущие главы в большей своей части оригинальны, то этого нельзя сказать о данной главе. Приведем хотя бы тот факт, что из 38 рисунков, иллюстрирующих описание дождевого червя, только один рисунок оригинальный! Подобраны рисунки мало удачные, некоторые из них путаные и не помогают практическому изучению объекта.

Раздел, посвященный пресноводным малощетинковым, иллюстрирован почти исключительно рисунками из работы Vejdovsky 1884 г. Неужели за 64 года не появилось работ, из которых можно было бы почерпнуть иллюстративный материал, если нельзя было сделать его оригинальным.

Очень краток раздел «Наблюдения над живыми объектами» — он занимает всего $5^1/_2$ строк и настолько элементарен, что был бы уместен в каком-нибудь очень примитивном руководстве, а отнюдь не в таком солидном, как данное.

Нет указаний о рассмотрении in vivo кровеносной системы и движения крови у пресноводных форм, что является исключительно интересным и поучительным. Вообще раздел, посвященный пресноводным формам, слаб и в дальнейшем безусловно должен быть переделан.

Пиявки (автор Г. К. Петрушевский). К сожалению, об этой главе приходится сказать почти то же, что и о предыдущей. Она также очень мало оригинальна; все рисунки заимствованы, причем ряд рисунков, безусловно, устарел. Кроме медицинской пиявки, не рассматривается ни один представитель. Описание, хотя бы краткое, какого-либо представителя из хоботных, например Glossosiphonia, было бы в таком руководстве очень нужно. Надо пожелать, чтобы в дальнейшем глава о пиявках была как следует переделана.

Эхиуриды, приапулиды и сипункулиды (последняя группа отнесена во 2-ю часть книги) (автор А. В. Иванов). Все эти небольшие главы написаны хорошо. В каждой из них описывается по одному представителю, причем описания эти сделаны четко и ясно. Жаль, что автор в данном случае пошел по другому пути, чем в главе о полихетах, а именно, по пути заимствования рисунков; было бы гораздо лучше, если бы он дал оригинальные анатомические рисунки по всем трем формам, особенно по Priapulus.

Часть 2. Начиная обзор этой части, прежде всего надо отметить лучшее ее оформление сравнительно с первой — бумага значительно лучше, рисунки все четкие и ясные.

В этой части рассматриваются уже упомянутые сипункулиды, мшанки, плеченогие, моллюски, членистоногие и иглокожие.

Мшанки (автор Ю. И. Полянский). Прежде всего приходится выразить сожаление, что авторы сохраняют мшанки и плеченогих в едином типе (правда, тип этот называется не «червеобразные», а «щупальцевые»), что, конечно, не соответствует современному состоянию наших знаний об этих группах.

В качестве основного объекта по мшанкам избрана пресноводная форма Cristatella, которой посвящены 22 страницы с 25 рисунками. Мшанка эта, действительно, доступна и удобна для исследования. Четкому описанию помогает очень хороший подбор рисунков, многие из которых оригинальны и принадлежат А. Г. Кнорре. Наряду с этим непонятно, зачем понадобилось автору приводить рис. 5, имеющий 90-летнюю давность, особенно при наличии оригинального рисунка А. Г. Кнорре (рис. 4). совершенно на ту же тему. Некоторое возражение может вызать неясность в изложении соотношений между терминами «отдельная особь», «зооид» и «полипид» (стр. 10). С нашей точки зрения, от обоих старых и неопределенных терминов «зооид» и «полипид», а также и от термина «цистид» вообще следует отказаться, а употреблять только термин «отдельная особь» и ее детали — «выпячивающаяся часть», «лофофор» и пр.

Слишком подробно изложено размножение Cristatella, как половое, так и бесполое. В этом изложении дано слишком много теоретического материала, а вместе с тем не дано, например, практических указаний, как получить личинок в аквариуме, как их воспитать и пр. Об этом сказано в одной фразе, мало что дающей (стр. 7).

Морские формы изложены по-другому, чем пресноводные: основной объект у них не выделен, а для их изучения предлагается рассмотреть ряд форм. Изложение этого материала, по сути говоря, отходит от стиля практикума и превращается в стиль обычного учебника.

Безусловно неудачна таблица (рис. 34), изображающая колонии различных мшанок. Изображение Flustra foliacea (рис. *A*), например, мало похоже на действительность. То же самое можно сказать и о рис. C, изображающем якобы Gemellaria loricata, и рис. *D* — Membranipora lineata. Рис. *F* изображает совершенно не типичную форму обычной Alcyonidium gelatinosum, а ее особый варьетет (см. Абрикосов, 1932).

Плеченогие (автор А. А. Стрелков). Эта глава замечаний не вызывает.

Моллюски (автор А. В. Иванов). Эта глава является наиболее объемистой из всего руководства, причем она, конечно, слишком велика. В главе описано

10 представителей — 8 морских, 1 пресноводный и 1 наземный, причем о двух последних (анодонта и виноградная улитка) не написано ничего оригинального, нет и оригинальных рисунков. До некоторой степени повторяется описание этих животных, данное в книге Гексли и Мартина «Практические занятия по зоологии и ботанике» (1902). Морские представители описаны, наоборот, вполне оригинально. В этом отношении на первом месте стоит описание хитона. Это безусловно самостоятельное монографическое исследование. Такое обширное описание по существу второстепенного объекта в книге данного типа не нужно. В данном руководстве из этой монографии надо было бы дать выборки страниц на 10—12. До известной степени это приложимо и к описанию гребешка, но гребешок как объект исследования значительно важнее, чем хитон. Можно пожалеть, что автор не сделал оригинальных рисунков по анодонте; они были бы очень полезны и заменили бы устаревшие и переходящие из одной книги в другую.

Из морских брюхоногих описано четыре представителя, причем два легко доступных — морское блюдечко из Черного моря и Buccinum из северных морей. Два другие представителя (Puncturella и Philine) труднее доступны и сложны для препаровки. Описаны они хорошо и оригинально, некоторые рисунки безусловно войдут в литературу (например, 141), но эти формы предназначены для квалифицированных специалистов. Вместе с тем из брюхоногих не описаны формы очень доступные, ознакомление с которыми крайне желательно на большом практикуме, а именно обыкновенный прудовик и живородка. Было бы также неплохо дать описание слизня, этого тоже легко доступного и хозяйственно важного моллюска.

Что касается головоногих, то, на наш взгляд, не совсем удачно выбран объект. Мы не можем согласиться с утверждением автора, что «почти во всех более или менее крупных зоологических лабораториях университетов и педагогических институтов имеется з а п а с (разрядка наша) каракатиц» (стр. 194), и думаем, что это совсем не так; например, даже в Московском университете никакого «запаса» каракатиц нет, и мы давно уже перешли на работу с дальневосточными кальмарами (Ommatostrephes sloani pacificus), которых уже не так трудно получить, поскольку они являются объектами промысла. В связи с сказанным было бы очень желательно видеть вместо описания каракатицы описание дальневосточного кальмара.

Р а к о о б р а з н ы е (автор Ю. И. Полянский). Эта глава, вторая по величине, не принадлежит к удачным и вызывает ряд возражений. Она составлена почти целиком по литературному материалу, причем автор пользовался преимущественно старыми работами и, за единичными исключениями, не использовал работ последних двух десятилетий. Характерно, что из 174 рисунков, иллюстрирующих материал по ракообразным, только три оригинальных.

Материал в общем расположен в систематическом порядке, но от такого порядка допущено непонятное отклонение: после низших Malacostraca — Leptostraca следуют наиболее высокоорганизованные Decapoda, а затем Peracarida. Объекты, на которых предлагается разобраться в организации той или иной группы ракообразных, выбраны не всегда удачно. Так, например, в качестве одного из двух представителей Anostraca рекомендуется Branchipus stagnalis — вид весьма редкий в нашей фауне, а не обычный вид Pristicephalus josephinae. Морфологию Copepoda Calanoida гораздо удобнее изучать на крупном Calanus hyperboreus или C. finmarchicus, а не на мелких пресноводных Diaptomus, препаровка которых очень трудна. Организация Isopoda разбирается на примере Asellus aquaticus, а описание максиллярной железы дано почему-то по мокрице Oniscus, хотя ее можно было бы вполне рассмотреть и у Asellus. Вместе с тем жаль, что мокрица использована только для демонстрации строения максиллярной железы. Было бы вполне уместно разобрать на ней, таком легко доступном объекте, те приспособления, которые выработались в связи с переходом к сухопутному образу жизни. Можно приветствовать включение в программу большого практикума описания личинок ракообразных, однако трудно согласиться с выбором описанных объектов. В противоречии с предисловием к книге здесь фигурируют почти исключительно практически недоступные, отсутствующие в нашей фауне формы — Penaeidae (а не Peneidae, как значится в книге), Maja и Palinurus. Между тем строение характерных личинок Decapoda можно было бы иллюстрировать на вполне доступном материале (Hyas, Spirontocaris и др.).

Переходя к отдельным замечаниям, следует прежде всего отметить, что морфологическое значение частей головных конечностей разъяснено только для речного рака. Тем самым обходится один из основных вопросов морфологии ракообразных — о модификации исходного типа двуветвистой конечности у представителей разных отрядов. У самок Asellus отсутствует не вторая пара плеоподов, как утверждает составитель (стр. 321), а первая пара, что установил Раковица еще в 1917 г. и в чем каждый может легко убедиться, рассмотрев внимательно первые сегменты брюшка водяного ослика. Неверно указание на неизученность функции первых плеоподов самца Asellus (стр. 320). Существует чрезвычайно обстоятельная работа Maercks, в которой этот вопрос разрешен во всех деталях и знакомство с которой обязательно при изучении морфологии водяного ослика. Приведенные в книге старые и недостаточно подробные рисунки Сарса и Четверикова безусловно неудачны.

Жаль, что не использованы многочисленные исследования Ганстрема по нервной системе и органам чувств многих ракообразных, Кэнона и Мэнтона по морфологии головных конечностей мизид и целый ряд других работ, вышедших после появления сводки по ракообразным в «Руководстве» Кюкенталя, на которой базируется в основном автор.

Хелицероносные (авторы А. В. Иванов и А. А. Стрелков). Если главы, посвященные моллюскам и ракообразным, несколько перегружены материалом, то эта глава, наоборот, охватывает явно недостаточное количество объектов. Из паукообразных описаны только скорпион, паук-крестовик и собачий клещ. Их описания очень четки, конкретны и сопровождаются удачно подобранными рисунками, многие из которых оригинальны и очень хороши (рис. 444, 445, 448, 450, 495 и особенно 525). Однако хотелось бы видеть, хотя бы в менее детальной форме, разбор представителей других существующих в нашей фауне отрядов паукообразных, например сольпуг и сенокосцев. Кроме того, ознакомление с такой практически важной группой, как клещи, только на примере высокоспециализированной формы, как собачий клещ, явно недостаточно. Совершенно необходимо добавить описание свободноживущих, например водных и тироглифоидных клещей, и, при сравнении их с паразитическими, показать изменения морфологии клещей, в частности их ротового аппарата, в связи с образом жизни.

Многоножки (автор А. В. Иванов). Эта глава не вызывает замечаний.

Насекомые (автор А. С. Мончадский). Как было уже сказано, насекомые занимают в данном руководстве сравнительно небольшое место. Принимая в общем такое сокращенное изложение, мы все же должны высказать следующие замечания. Не совсем удачно выбран основной объект — плавунец, которому отведено вместе с личинкой 69 страниц, т. е. почти три четверти всей главы. Ряд признаков плавунца носит черты специализации и вторичных изменений, как, например, сложное строение грудного отдела, значительно уклоняющееся от строения груди примитивных насекомых, уклонения от типичного грызуще-жующего типа ротового аппарата в строении нижней губы, редукция числа сегментов брюшка по сравнению с исходным и пр. Все это делает плавунца менее пригодным объектом для морфологического изучения, чем таракан, поставленный на второе место и описанный значительно более сокращенно. Кроме того, плавунец описан почти полностью по монографии Коршельта (1924) — все рисунки по этому объекту, за исключением одного (рис. 601), взяты оттуда, причем только один рисунок (рис. 577) автор рискнул несколько поправить. Было бы гораздо правильнее описать плавунца значительно более кратко, а для подробного изучения просто порекомендовать упомянутую работу. Ссылка на то, что плавунец более доступен, едва ли правильна, так как за тараканом остается то преимущество, что его легче содержать и разводить в лабораторных условиях.

Ограничивать в руководстве по большому практикуму по зоологии беспозвоночных главу о насекомых только двумя объектами — едва ли можно. Надо было дать по крайней мере еще одного представителя из высших отрядов, а именно медоносную пчелу. Пчела является прекрасно изученным в морфологическом отношении объектом и представляет громадные преимущества в отношении легкости добывания живого материала в любое время года почти в неограниченном количестве.

Прекрасным и хорошо изученным объектом для ознакомления с морфологией личинок могут служить личинки двукрылых Calliphora или Musca domestica. Этот материал особенно ценен тем, что на нем ряд деталей строения можно изучать in vivo. Вместе с тем эти формы легко могут быть культивированы в любой лаборатории. Кроме того, конечно, надо дать сравнительный морфологический обзор ротовых аппаратов различных типов. Все это можно было бы легко сделать, не увеличивая даже объема главы, если бы не было так раздуто описание плавунца.

Иглокожие (автор А. А. Стрелков). В этой главе разбираются представители всех пяти классов иглокожих, причем очень удачно выбраны формы — все это широко распространенные и сравнительно легко доступные обитатели наших северных морей.

Центральное место в этой главе занимает описание нашей обыкновенной мурманской и беломорской звезды Asterias rubens. Описание это составлено очень хорошо и оригинально. Остальные формы разобраны менее подробно, но так же, как и звезда, оригинально. Удачно сделана цветная таблица по анатомии голотурии. В конце главы имеется раздел, посвященный личинкам, также составленный очень хорошо. В общем эта глава принадлежит к числу лучших во всем руководстве.

В конце обеих частей приведена литература, как общая, так и по отдельным группам, причем для большинства книг дается краткая аннотация. В общем литература приведена очень полно, хотя по некоторым группам есть пропуски, так, например, явно слабо дана литература по губкам, коловраткам и пиявкам. Нельзя согласиться и с некоторыми оценками, дающимися в аннотациях. Например, на наш взгляд неправильна оценка II тома «Руководства по зоологии» (1940). В аннотации к этой книге сказано: «В настоящее время вышел 2-й том, включающий Annelides и Mollusca. Описание последних (разрядка наша) достаточно подробно и обязательно используется при прохождении большого практикума в разделе моллюсков». Из этой аннотации может создаться впечатление, что первые, т. е. Annelides, описаны

недостаточно подробно и для большого практикума непригодны. Это безусловно не так.

Все главы по кольчатым червям написаны достаточно подробно и, конечно, должны служить основным теоретическим пособием для большого практикума более успешно, чем расхваливаемые авторами главы немецкого руководства, основанного Кюкенталем. Некоторая недооценка нашего отечественного руководства по зоологии имеется и в аннотации по его I тому (часть 1, стр. 421), где просто перечислены рассматриваемые группы без всяких характеристик, тогда как несколькими строками выше, при разборе упомянутого руководства, основанного Кюкенталем, дается достаточно подробная, и в большинстве случаев высокая, оценка отдельных глав. Нам кажется, что глава о турбеллярнях, написанная в нашем советском руководстве проф. В. Н. Беклемишевым, не хуже, а безусловно лучше соответствующей главы у Кюкенталя, которой авторы дают оценку как «одной из лучших».

В заключение необходимо указать, что рецензируемая книга, несмотря на указанные дефекты, является исключительно ценным произведением. Нет никаких сомнений, что она будет широко использована как в наших высших учебных заведениях, так и в научно-исследовательских учреждениях и на долгие годы станет настольной книгой всякого работающего, в той или иной форме, по беспозвоночным. Коллектив авторов, создавший такое ценное пособие, безусловно сделал громадный вклад в нашу зоологическую литературу и по справедливости заслужил благодарность всех зоологов нашей страны.

Г. Г. Абрикосов, Я. А. Бирштейн, Ф. А. Лаврехин

Проф. Н. А. БОБРИНСКИЙ, проф. Л. А. ЗЕНКЕВИЧ, доц. Я. А. БИРШТЕЙН, **ГЕОГРАФИЯ ЖИВОТНЫХ**, изд-во «Советская наука», М., 1946.

Советская учебная и научная литература пополнилась новой книгой по зоогеографии — коллективным трудом трех специалистов: главы о распространении сухопутных животных взял на себя Бобринский, главы, посвященные фауне морей (исключая дальневосточных), Зенкевич, и наконец, краткий очерк пресноводной зоогеографии и дальневосточных морей написан Бирштейном. Как указано на заглавном листе, рецензируемая книга допущена ВКВШ в качестве учебника для биофаков и геофаков университетов и пединститутов, хотя сами авторы в предисловии предназначают ее в качестве руководства лишь для студентов геофаков, а для студентов биофаков — только в качестве пособия.

Книга начинается общей частью, разделенной на четыре главы, из коих первая (Введение) и вторая (Ареал и фауна) написаны Бобринским, а третья (Биосфера и ее подразделения) и четвертая (Основные подразделения животного мира) — Зенкевичем.

Ознакомление с ними составляет впечатление, что оба автора писали без согласования, ибо Зенкевич дублирует многое, о чем уже говорил Бобринский (например, понятие реликтов). Быть может, было бы вообще целесообразнее, если бы главы Зенкевича предшествовали главам его соавтора. Главный недостаток общей части, написанной в общем толково и ясно,— ее чрезмерная краткость. Многие важнейшие вопросы зоогеографии затронуты вскользь или отсутствуют совсем — например, у Бобринского вопрос об акклиматизации и миграциях, о заселении Кракатау и т. д. Совершенно непонятно, почему краткий очерк теории изменений земной коры исключен из общей части и включен в специальную. С другой стороны, некоторые вопросы изложены с излишней подробностью. Какой смысл, например, в учебнике, почти игнорирующем, как мы увидим дальше, научную номенклатуру, так подробно излагать ее правила, как это делает Бобринский на 16—18-й страницах?

Фактических ошибок и описок у Бобринского много. Так, дождевые черви участвуют в формировании не одного лишь чернозема, а почвы вообще (стр. 6). Броненосцы защищены панцырем не из роговых, а из костных щитков, только покрытых ороговевшей кожей (стр. 7). Живут они не только в Южной и Центральной, но частично и в Северной Америке (стр.11). Неверно, что эволюция зоогеографии началась с исторического направления, а экологическое стало возможным лишь по мере углубления наших знаний. Игнорировавший историю Шмарда был типичным представителем экологического направления, равно как и один из столпов биогеографии — Гумбольдт. Историческое направление стало возможным лишь после победы дарвинизма и углубления наших знаний по палеогеографии и палеонтологии (стр. 33).

У другого соавтора, Л. А. Зенкевича, сомнительных мест значительно меньше. Непонятно только утверждение автора, что «на суше растений больше, чем животных, а в морях соотношение обратное». Неужели морским животным приходится синтезировать органическое вещество (стр. 73)? Не вполне точно утверждение, что иглокожие живут только в полносоленых морях — они налицо и в Западной Балтике, доходя до о. Борнгольма при S = 10—20‰, и в Черном море (стр. 80).

Вся вторая часть, объемом в 132 страницы, написанная Л. А. Зенкевичем и Я. А. Бирштейном, посвящена фауне моря. В главе I за короткой вводною частью следует еще более короткая характеристика особенностей населения различных частей мирового океана, наконец совсем коротенькая глава, посвященная распространению характерных животных мирового океана. Вся вторая глава посвящена довольно подробному описанию морей СССР, включая Каспий и Арал. Широкая начитанность Л. А. Зенкевича в вопросах океанографии и его личная долголетняя исследовательская работа на море сообщают его изложению характер самостоятельности и оригинальности. Текст иллюстрируется большим количеством весьма показательных графиков, чертежей и карт, из коих многие оригинальны и публикуются в первый раз. Недостатками композиции являются во-первых, повторение того, что уже было сказано тем же автором в третьей главе первой части (например, цифровые данные о гидросфере на стр. 92 и 76), во-вторых, включение в специальную часть вопросов, которым место в общей части (например, рассуждение о генезисе фаун на стр. 125 или вопрос о полярном фронте на стр. 163). Совершенно, на наш взгляд, не нужна в таком виде коротенькая главка о характерных позвоночных мирового океана: гораздо правильнее было бы присоединить ее данные к характеристикам отдельных областей мирового океана, что сообщило бы таковым гораздо большую конкретность, необходимую для учебника. Описания отдельных морей СССР сделаны обоими авторами неровно: после превосходной характеристики Л. А. Зенкевичем Баренцова, Белого и полярных морей и хорошего, в общем, описания им Балтики и южнорусских морей, контрастом является довольно бледный очерк Я. А. Бирштейна дальневосточных морей, особенно бледный там, где идет речь о рыбах. Ничего не сказано ни о гигантизме животных северной Пацифики, ни о замечательных «холодных пятнах» Охотского и Берингова морей Взятые в целом, морские главы книги носят характер скорее интересных популярных очерков для лиц, уже несколько знакомых с морем, чем характер учебника для географов. Можно отметить также ряд отдельных погрешностей на стр. 108, 109, 146, 161, 162, 211, 216, на которых не останавливаюсь за недостатком места.

Третья часть учебника — «фауна материковых водоемов», написанная Я. А. Бирштейном, по своей краткости (26 страниц), естественно, трактует только общие вопросы условий жизни и распространения пресноводных животных. Очерк, в общем, производит самое приятное впечатление по доступности изложения (без вульгаризации) и обилию свежего материала. Не совсем только понятно, почему опущен (вернее, не назван) столь важный фактор распределения животных как Ph? Большое внимание уделено фауне озер Байкал, Охрида, Танганьика и реликтовых озер. К сожалению, приводимое в конце главы зоогеографическое районирование пресноводных водоемов СССР страдает чрезмерной краткостью. Из мелких недочетов изложения укажем следующие: «Швейцарское озеро Леман» в русской географической литературе принято именовать «Женевским» (стр. 231). Нельзя называть всех лососевых рыб проходными, заходящими в реки только в период икрометания, ибо очень большой процент их пресноводный (стр. 232), о чем говорится и у Зенкевича. Неверно, что только в Юго-Восточной Азии встречаются в пресной воде акулы и скаты — не менее яркие примеры можно найти и в реках Ю. Америки (стр. 237).

Четвертая часть учебника — «Фауна суши», целиком принадлежащая Н. А. Бобринскому, распадается на два раздела: Основные материковые фауны земного шара и Материковая фауна СССР. Первый раздел почти без изменения перепечатан из Краткого курса зоогеографии, изданного в 1939 г. МГУ. Значительно переработана (только к сожалению, далеко не к лучшему) четвертая глава, посвященная голарктической области. Как писал автор еще в предисловии к первому изданию в 1939 г., руководство его предназначается главным образом для студентов-географов. С этой стороны вполне законны элементарность и общедоступность очерка, а также многочисленные экскурсы в область биологии и даже анатомии описываемых животных, с большим искусством вплетаемые в текст автором.

При описании отдельных зоогеографических областей автор в общем придерживается общепринятой схемы Склэтер — Уоллеса, дополненной Гексли. Не вводя при разбитии зоогеографических областей на подобласти никаких особых «новшеств», автор вдруг изменяет себе, дойдя до Голарктики. Ссылаясь на трудности подразделения на подобласти столь огромной и разнородной территории, а также на пример «многих» новейших авторов, наш автор предпочитает не делить Голарктику на части, а выделять «основные фауны», каковыми являются фауны тундры, тайги, широколиственного леса, степей и пустынь, средиземных пустынь, монгольских степей, североамериканских степей и пустынь, наконец — гор. Замена биогеографических районов «типами фаун» и «комплексами», что практикуют многие современные авторы, несомненно, является известной реакцией против увлечения «районированием», свойственного старому поколению зоогеографов. Но только на первый взгляд это производит впечатление большой новизны, на самом же деле не дает решительно ничего нового, ибо что такое биогеографический район, как не словесное или картографическое определение территории, на которой распространен тот или иной «тип фауны» или «фаунистический комплекс»? А без такого определения автор, выделяющий «комплексы», перестает быть зоогеографом, что и случилось с Н. А. Бобринским. Во вся-

ком случае, изучив его «фауны», студент, только что слышавший на лекциях климатологии и фитогеографии о средиземноморской климатической и ботанической области, получит впечатление, что в зоогеографии такой области нет. Хуже всего то, что Н. А. Бобринский таким образом описал только одну Голарктику; оставив эту колоссальную территорию, особенно нуждающуюся в районировании, неразделенной, автор по старинке, по Уоллесу, подразделяет на подобласти и гораздо более однородные области, вроде Эфиопской, как он в первом издании своего краткого курса подразделял и Голарктику. Этим, конечно, глубочайшим образом нарушается целостность и стройность очерка «зоогеографии суши». Можно сколько угодно тешиться гипнозом новых терминов, но старую или новую терминологию надо последовательно проводить через все изложение.

В очерке «Материковые фауны, составленном Н. А. Бобринским, допущены многочисленные ошибки и промахи. Не желая, загромождать рецензию перечислением их, ограничусь указанием, что наиболее крупных я насчитал около 20 (стр. 250, 258, 262, 264, 265, 267, 274, 275, 276, 278, 282, 284, 285, 313, 323, 325, 326, 327, 329).

Переходим к последнему разделу рецензируемой книги — «Материковые фауны СССР». Автор его Н. А. Бобринский — заслуженный фаунист, один из лучших знатоков млекопитающих СССР; казалось бы, ему и книги в руки. После краткого перечисления главнейших ученых, потрудившихся над изучением фауны СССР, автор переходит к ее описанию по ландшафтным зонам, начиная океаническим побережьем и кончая широколиственными лесами Амуро-Уссурийского края. При описании животного мира территории, очерченной политическими, но не естественными границами, такой порядок не только допустим, но и единственно приемлем. Широкое личное знакомство с фауной СССР дает автору возможность иллюстрировать свое изложение оригинальными штрихами из области биологии и распределения отдельных форм; укажу для примера на интереснейшие данные о тонкопалом суслике, о приуроченности животных среднеазиатских пустынь к заброшенным намогильным постройкам, на которых сидят орлы, в тени которых отдыхают джейраны и т. д. Однако, наряду с несомненными положительными данными, разбираемый очерк страдает и многими существенными недостатками. Прежде всего, автор как будто забывает, что задача его — дать очерк всей фауны СССР, а не только одних млекопитающих; в сущности, внимание его приковано к области распространения главным образом сусликов и песчанок, а столь важные в ландшафтном отношении птицы игнорируются им самым недопустимым образом. О гадах и беспозвоночных я уже не говорю. Так, при характеристике океанического побережья забыты поморники, буревестники; при описании тундры — полярный кречет; при описании лесов — зяблик, юрок, сойка; при описании казахских и забайкальских степей — стерх; в разделе пустынь — саксаульные сойка и воробей; в разделе гор Средней Азии — клушица, кулик-серпоклюв и кумай; в разделе маньчжурского комплекса — японский журавль и голубая сорока; в разделе «Кавказ» — франколин. Добавим, что подобные пробелы имеются и при описании млекопитающих: так, ничего не говорится об общественной полевке, медоеде (Mellivora) и столь характерных для южной части СССР рукокрылых, как подковоносы (автор вообще не привдит ни одной конкретной формы рукокрылых). Читатель разбираемого очерка может остаться в неведении, что на территории СССР водятся змеи из подсемейства гремучниковых (щитомордники), что в зоне полупустыни опаснейшим вредителем скотоводства является паук кара-курт, а в Туркестане столбы и шпалы протачиваются термитами и т. д.

Имеются отдельные ошибки и в этом разделе.

При описании истории фауны Крыма недоумение вызывает некоторое сомнение автора во вторичном характера отсутствия в Крыму кабана, лесной кошки, медведя и др. Неужели же ему неизвестны замечательные результаты раскопок Бонч-Осмоловского, Забнина и Эрнста, обработанные А. А. Бялыницким-Бирулей и Громовым? При решении трудного вопроса о происхождении фауны Крыма автор полностью игнорирует гипотезу понтической суши, поддерживаемую его же соавтором Я. А. Бирштейном. Вообще, разделы Кавказа и Крыма изложены автором слабее всего; несравненно лучше и ярче вышли у него описаний фауны Средней Азии и Амуро-Уссурийского края. Интересно знать, какой круг читателей имел в виду Н. А. Бобринский, составляя свой очерк фауны СССР? Студентов-географов? Но ведь специального курса фауны СССР на геофаках не читается. Студентов-зоологов? Несомненно, разбираемый очерк будет для них ценным пособием, но в силу отмеченных пробелов едва ли он пригоден в качестве основного руководства. Для этого пока все еще гораздо более подходят краткие зоологические очерки в превосходной книге Л. С. Берга «Природа СССР». Несмотря на их лаконичность и конспективность, они характеризуют фауну отдельных ландшафтов все же гораздо полнее, а главное — ровнее, чем это сделал Н. А. Бобринский.

Уже из приведенного выше разбора книги явствует, что три соавтора далеко не в одинаковой мере справились со своей трудной задачей — написать коллективный учебник, одинаково пригодный и для студента-зоолога и для студента-географа. Написание такого учебника требует или большой согласованности работы, или наличия единой авторитетной редакции — иначе неминуемо получится разнобой.

Характер элементарного учебника носят лишь главы, написанные Бобринским. Главы, написанные Зенкевичем и Бирштейном,— скорее общедоступные очерки для самообразования и проработки отдельных вопросов студентами-«беспозвоночниками». Если все три автора действительно о чем-то друг с другом договорились, так это, прежде всего, о нарочитом упрощенстве, выражающемся в отказе от научной латинской терминологии. Правда, терминология эта сильно скомпрометирована безоглядным применением пресловутого «правила приоритета», так что иногда легче признать животное по его народному, чем по научному, названию; правда, научность изложения не страдает, когда говорят о серой вороне, африканском слоне, гренландском ките без приведения их латинских названий. Но когда идет речь о животных малоизвестных и, в сущности, не имеющих иных названий, кроме научных, то приведение таковых просто необходимо, иначе книгу не сможет понять даже специалист. Приведу лишь несколько примеров неясностей и абсурдов, к которым привел трех соавторов (или, быть может, издательство?) их отказ от латинской терминологии. Так, на стр. 64 Бобринский говорит, что на устричных банках живут 23 ракообразных и «1 многоколенчатый» (кто это?), что в Африке живет рыба «калямоихтюс». Зенкевич на стр. 141 говорит о какой-то «песчаной ракушке», на стр. 166 о ракушке «мия». Надо знать малакологию, чтобы догадаться, что в обоих случаях дело идет об одном и том же виде Mya arenaria. Однако даже солидных знаний не хватит, чтобы установить о какой это «белой ракушке» упоминает Бирштейн на стр. 217. Очевидно для этого надо знать чисто локальный жаргон дальневосточных промысловиков.

Вторая черта, весьма некстати объединяющая всех трех авторов,— это их приверженность «к своей колокольне». «Беспозвоночник» Зенкевич проявляет по отношению к позвоночным некоторый «холодок»; маммолог Бобринский питает подлинную «фобию» не только к беспозвоночным, но даже к птицам, гадам, рыбам; а гидробиолог-беспозвоночник Бирштейн недопустимо лаконичен при характеристике рыб, особенно богатейшей тихоокеанской ихтиофауны.

А между тем написание учебника требует от автора прежде всего большой разносторонности и беспристрастности, особенно когда идет речь о столь энциклопедических дисциплинах, как зоогеография и экология; и мы имеем примеры того, что выдающиеся ученые специалисты писали превосходные учебники, далеко выходящие за пределы их специальности,— достаточно напомнить руководства Шимкевича и Холодковского.

Наконец, нельзя одобрить полное отсутствие у всех трех авторов каких-либо списков использованной или просто рекомендованной литературы.

В заключение надо сказать еще о внешнем оформлении и технической редакции книги. Иллюстрирована она, в общем, хорошо, хотя в таблицах В. А. Ватагина временами чувствуется некоторая небрежность и «утомление» — как будто ему смертельно надоело составлять комплексные зоогеографические таблицы. Наряду с превосходными таблицами (например, рис. 108 и 174 — представители фаун новозеландской и амуро-уссурийской) есть и слабые (например, рис. 119, где в фиг. 5 чрезвычайно трудно признать пятнистую гиену). Изобилие ошибок и ляпсусов фактического характера, которыми пестрит текст, особенно Н. А. Бобринского, и часть которых надо отнести не к незнанию, а к небрежности авторов, показывает, что официальные рецензенты отнеслись к своей задаче весьма поверхностно. Столь же небрежной оказалась и техническая редакция, ибо текст книги изобилует опечатками, нередко искажающими смысл, например: «утка-поганка» вместо «пеганка» (стр. 51), «серные куры» вместо «сорные» (стр. 264), «микрофиты» вместо «макрофиты» (стр. 128), «самки» вместо «самцы» (стр. 153), «безливное» вместо «безприливное» (стр. 185) и т. д. и т. д.

Подводя итоги, спросим себя: удовлетворяет ли разобранная нами книга требованиям пособия для студентов биофака и руководства для геофака? На первый вопрос можно ответить вполне положительно: да, удовлетворяет. Несмотря на все свои недочеты и разнобой отдельных частей, она написана легко и интересно, содержит много свежего материала (особенно главы, написанные Зенкевичем) и хорошо иллюстрирована. Вопросы морской зоогеографии впервые трактуются в нашей учебной литературе в столь полном виде. На второй вопрос нельзя ответить так определенно, ибо характер элементарного учебника носят, как указано, лишь главы, принадлежащие перу Бобринского. Поэтому единого, целостного руководства по географии животных у авторского коллектива, как мне кажется, все же не получилось.

Хорошо будет, если при переиздании книги Л. А. Зенкевич возьмет на себя, с целью большей унификации текста, также и труд написания очерков о дальневосточных морях, А. А. Бирштейн несколько расширит очерк пресноводной фауны, а Н. А. Бобринский восстановит прежнее районирование Голарктики и несколько расширит общую часть. Особенно желательна расширенная переработка им, быть может в виде отдельной книги, последней части — «Материковая фауна СССР», ибо в руководстве по такому курсу, который должен читаться и фактически часто читается на биофаках, давно чувствуется необходимость, а у автора — опытного преподавателя и хорошего знатока фауны — есть все данные справиться со своей задачей наилучшим образом. Конечно, все три автора должны снабдить свой текст списками рекомендованной литературы.

И. И. Пузанов

ТРЕТЬЯ КОНФЕРЕНЦИЯ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОГО ИНСТИТУТА ЗООЛОГИИ МГУ ПО ПРОБЛЕМАМ ГИДРОБИОЛОГИИ И ИХТИОЛОГИИ

С 8 по 11 марта 1947 г. в Москве на Биологическом факультете Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова происходили заседания третьей конференции по проблемам гидробиологии и ихтиологии, организованной Научно-исследовательским институтом зоологии МГУ. Круг вопросов, обнимаемых этими науками, настолько широк, что уже предыдущая конференция 1946 г. была вынуждена ограничиться рассмотрением только двух объектов — водохранилищ и водоемов Дальнего Востока. Очередная, третья конференция сосредоточила свое внимание на вопросах, связанных с географическим распространением водных организмов.

В работах конференции приняли участие сотрудники Московского университета, Зоологического и Океанологического институтов Академии Наук СССР, Всесоюзного научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО), Киевского государственного университета и некоторых других учреждений. На пяти состоявшихся в течение четырех дней заседаниях конференция заслушала 15 докладов [1].

Первое заседание было занято двумя программными докладами Л. А. Зенкевича (МГУ) и Г. В. Никольского (МГУ). Сущность доклада Л. А. Зенкевича «О задачах, объекте и методе морской биогеографии» сводилась к следующему:

«Закономерности исторического развития и современного распределения сухопутных, пресноводных и морских растений и животных имеют весьма существенные различия, так же как различны и пути развития и достижения морской, пресноводной и сухопутной биогеографии. Однако многие принципиальные положения могут быть приложимы к организмам, населяющим все три среды обитания. В настоящее время нет достаточных оснований существенно изменять деление биогеографии на регистрирующую (флористика и фаунистика), экологическую (типологическую) и историческую. Все три раздела синтезируют свой материал в схемы районирования мирового океана, но не перекрывают друг друга.

1. Регистрирующая биогеография (биомическая) устанавливает качественный состав, морфологические, биологические, физиологические и биохимические особенности населения океана и его отдельных районов и сводит его в биомические (флористические и фаунистические) комплексы, приводит к схемам биомического районирования.

2. Типологическая биогеография, анализируя количественное распределение всего населения океана и отдельных составляющих его групп, вскрывает общие закономерности и причины количественного накопления жизни в целом, отдельных групп и форм в водной массе океана и его частей и приводит к типологическому районированию.

3. Историческая биогеография, изучая генезис и пути развития населения океана и его составных частей, дает синтезирующие схемы генетической структуры населения.

Основным объектом биогеографии можно считать качественные (биомические) и количественные (типологические) ареалы морских организмов, а также общие им морфологические, физиологические, биологические и химические особенности для отдельного вида, более высоких систематических категорий и, наконец, фаунистических комплексов.

Важнейшей, но не единственной, единицей биогеографического анализа является биомический комплекс, представляющий собой качественно и количественно охарактеризованную группировку, сохраняющую на достаточно обширном ареале некоторое постоянство состава и структуры.

Для понимания типологического ареала нужно учесть, что каждый вид, более высокая систематическая категория и, наконец, биомический комплекс могут быть охарактеризованы не только качественным распространением, но и количественно. Суммируя частные экологические ареалы, мы получаем схемы типологического районирования. Биомическое и типологическое районирование в своих границах не совпадают. Современная биогеография моря оперирует качественно-количественным методом.

Морская зоогеография, начав с накопления фаунистического материала и с теоретических обобщений абстрактного характера, пришла в настоящее время к связи по широкому фронту с народнохозяйственными проблемами. Связывая вопросы теории и практики, морская биогеография должна давать базис для хозяйственного использования богатейшего населения океанов и морей и наметить перспективы рационального регулирования системы использования животных и растительных сырьевых ресурсов моря».

Иные положения высказал Г. В. Никольский в докладе «О биологической специфике фаунистических комплексов и ее значении для зоогеографии».

Зоогеография, как часть географии, на ранних этапах своего развития ставила своей задачей характеристику качественного состава животного населения той или иной области и проведение границ между намеченными таким образом областями. В настоящее время эти задачи можно считать в основном выполненными, и на первый план выдвигается анализ генетического состава фауны, т. е. выявление тех фауни-

---

[1] Для составления настоящего обзора широко использованы авторефераты прочитанных на конференции докладов (текст в кавычках).

стических комплексов, которые ее слагают, и исследование истории их формирования, путей расселения и взаимоотношений с другими комплексами.

Единицей современного зоогеографического исследования должен быть фаунистический комплекс, понимаемый как группа видов, связанная общностью своего географического происхождения, т. е. развитием в одной географической зоне, к которой приспособлены все виды, слагающие комплекс. Критерием для отнесения вида к тому или другому фаунистическому комплексу, кроме характера его ареала, служит его экологическая характеристика, т. е. отношения как к абиотической, так и биотической среде, выработавшиеся в результате адаптации к определенной географической зоне.

По докладам Л. А. Зенкевича и Г. В. Никольского развернулись оживленные прения. В. Г. Гептнер возражал против признаваемого обоими докладчиками кризисного положения зоогеографии. Кроме того, он отметил большую близость предлагаемого Г. В. Никольским термина «фаунистический комплекс» к введенному ранее Б. Штегманом аналогичному понятию. В. Н. Беклемишев указал на необходимость увязки вводимых докладчиками понятий с биоценологическими единицами. С. Д. Муравейский подчеркнул специфику биогеографии моря, суши и пресных вод, требующих применения своих собственных методов. Я. А. Бирштейн возражал против реальности понятия «фаунистический комплекс», которое становится особенно неясным при применении предлагаемых Никольским критериев не только к рыбам, но и к беспозвоночным.

Два интересных доклада касались вопросов увязки географического распространения пресноводных организмов с палеогеографией района исследования. В своем докладе «О причине бедности состава фауны типично-пресноводных рыб тихоокеанской провинции» Г. У. Линдберг (ЗИН АН СССР) сообщил:

«Состав фауны типично пресноводных рыб тихоокеанской провинции исключительно беден и представлен всего пятью семействами, пятью родами и пятью видами. Судя по данным Л. С. Берга, мы имеем основание полагать, что в конце плиоцена пресноводная фауна тихоокеанского бассейна была более богатой и разнообразной, чем теперь. Причиной обеднения фауны нельзя признать ни современные климатические условия, ни условия ледникового времени, так как сплошного материкового оледенения не было. Биогеографический анализ позволяет наметить в качестве основной причины обеднения фауны влияние мощной предпредпоследней трансгрессии, имевшей место на грани плиоцена и четвертичного периода. Эта трансгрессия вызвала почти полную гибель фауны рек, за исключением фауны верховьев, не подвергшихся воздействию трансгрессии. Существование на противоположных склонах Берингова моря отчетливо выраженных подвидов хариуса и чукучана указывает, что разрыв прежде единого ареала исходной для этих подвидов формы произошел не в последнюю регрессию, а в предпредпоследнюю, и был вызван провалом дна Берингова моря, разобщившим связь р. Анадыря с р. Юконом. Предпоследняя трансгрессия, не превышавшая 80 м над современным уровнем океана, не могла бы уничтожить целиком фауну рыб долинных участков рек Анадыря, Юкона и других. Отсутствие долинных рыб в современной фауне заставляет признать существование более мощной предпредпоследней трансгрессии, превышавшей на 120—180 м современный уровень океана. Без признания существования указанной трансгрессии нельзя понять: 1) тождества состава фаун в ныне изолированных реках системы Палеоамура; 2) происхождения эндемичных родов рыб в реках Японии; 3) своеобразия экологического состава современной фауны типично пресноводных рыб Амура и разновозрастности этого состава».

Доклад Д. А. Ласточкина (АН СССР) «Значение палеогеографии для понимания современного распределения пресноводной фауны» содержал детальный анализ

Озерно-речная фауна пресноводных олигохет

Округа, подокруга и участки	Количество видов, общих с 45 видами бассейна верхней Волги			Количество видов, общих с 37 видами Камы	Эндемичные виды	Сибирские виды
	озерные	речные	всего			
Северодвинский	14	20	34	29	—	—
Печорский	10	14	24	23	2	1
Мурманский участок	6	3	9	—	2	—
Беломорско-карельский участок	14	—	—	—	—	—
Невский округ	20	14	34	—	3	—

распространения пресноводных Oligochaeta в водоемах северо-западной части СССР. Д. А. Ласточкин пришел к таким выводам:

«В пределах европейского округа ледовитоморской провинции можно выделить три подокруга: карело-мурманский, северодвинский и печорский. Особенности фауны олигохет этих подокругов и невского округа балтийской провинции сведены в таб-

лице (стр. 186). и поставлены со среднерусским подокругом (верхнее течение Волги и Камы с их притоками) каспийского округа:

Согласно новейшим неопубликованным данным В. В. Ломакина, значительные участки Печоры после доно-днепровского оледенения были связаны длительное время с Камой, и сток в Каму прекратился только в последнее межледниковье. Если допустить, что во время московского и валдайского оледенения фауна Печоры, протекавшей сквозь перигляциальную зону, не погибла частично или полностью, то надо считать, что современная фауна Печоры сформировалась до валдайского оледенения под сильным влиянием Камы. Возможно, что частичное восполнение фауны Печоры теплолюбивыми формами могло иметь место в послеледниковое время по чрезвычайно пологим водоразделам из системы как Камы, так и Оби. Эти водоразделы, сейчас занятые болотами, могли обводняться во влажные эпохи голоцена, заселяться речной фауной из одного бассейна, а затем такие воды могли спускаться в другой бассейн.

Такие же палеогеографические предпосылки существуют для объяснения изумительного сходства северодвинской фауны с верхневолжской: по мнению Мирчинка, пра-Шексна в начале последнего межледниковья впадала в Белозеро, а из него шел сток либо в Белое, либо в Балтийское море. Возможно предположить и более позднее соединение: в поздние фазы существования приледникового озера на Молого-Шекснинском междуречье сток из этого водоема при очень высоком стоянии мог направляться в бассейн Кубенского озера, распространявшегося далеко по верхней Сухоне на юго-восток. Что же касается не менее замечательного сходства южно-карельской фауны с верхневолжской, вернее говоря со среднерусской, то связь должна была установиться после прекращения соединения Онежского озера с Белым морем и Ладожского с Балтийским в субарктическое время. Эту связь надо, вероятно, приурочить ко времени атлантического обводнения через бассейн Ильменя и Волхов, с заселением Онежского озера по Свири и системе озер, ныне исчезнувших, флора которых, по А. П. Жузе, обнаруживает большое сходство с флорой глубоких отложений Онежского озера.

Эта связь не могла осуществиться для северной Карелии (через Онего-Беломорский водораздел), поэтому фауна этой части Карелии, прибрежных водоемов Белого моря (данные Н. Л. Сокольской) и Кольского полуострова значительно беднее. Эта фауна имеет облик, присущий фаунам горных озер и особенно близка к фауне шведской Лапландии. Схожий комплекс видов в послеледниковый период заселил горы Средней Европы отчасти потому, что только он адаптирован к олиготрофным условиям, отчасти потому, что он, повидимому, обладает средствами распространения, не присущими главной массе водных олигохет. Возможно, что эта группа видов уцелела в некоторых убежищах по краям территории последнего оледенения (норвежский берег Атлантики, центральный район Кольского полуострова) и оттуда распространилась во всю сеть пресноводных водоемов северной части Балтийского щита».

Я. А. Бирштейн (МГУ) в докладе «Понятие реликта в биологии» дал обзор существующих в литературе взглядов на это понятие и новое его определение.

Рассматривая сущность понятия «реликт» в свете эволюционной теории, следует прежде всего учитывать специфику хода эволюции реликтов, причем наиболее характерной их особенностью можно считать замедленный темп эволюции. Остальные признаки реликтов (характер ареала, положение в системе, экологическая валентность) непосредственно связаны с этой их особенностью и являются закономерным следствием замедления эволюционного процесса. Реликтами предлагается называть сохранившиеся в мало измененном состоянии остатки фаун (и флор) прошлых геологических эпох, характеризующиеся замедленным темпом эволюции, принадлежащие к ранее более многочисленным систематическим группам, населяющие ограниченный ареал (или ареалы), составляющий часть некогда более обширного ареала, и узко приспособленные к определенным, большей частью специфическим условиям существования, мало изменившимся со времени формирования рассматриваемых систематических единиц. Таким образом, проблема реликтов переносится из плоскости биогеографии в плоскость эволюционной теории и, как эволюционная проблема, требует для своего разрешения всестороннего синтетического подхода с привлечением данных систематики, палеонтологии и экологии. Реликт есть понятие относительное: различные виды, роды и т. д. оказываются реликтовыми в разной степени. Реликтовые роды могут включать, наряду с реликтовыми видами, и нереликтовые и даже быть представленными только нереликтовыми видами.

Различаются три основные категории реликтов: локальные реликты, сохранившиеся в отдельных неизменившихся участках ранее более обширного ареала, рефугиальные реликты, сохранившиеся в результате приспособления к специфической среде обитания, и дефензивные реликты, сохранившиеся благодаря развитию эффективных средств пассивной защиты. Границы между этими категориями не всегда достаточно резкие, но во всех трех случаях имеет место выход организма из интенсивной борьбы за существование.

Вследствие неполноты геологической летописи определение степени реликтовости, т. е. темпа эволюции той или иной таксономической единицы, а также ее судьбы в борьбе за существование приходится производить, пользуясь главным образом биогеографическими методами, в особенности применительно к водной фауне. При этом должны учитываться также все имеющиеся палеонтологические и экологические данные.

Наибольшее количество сделанных на конференции докладов представляло собой обзоры географического распространения отдельных групп водного населения или содержало зоогеографический анализ той или иной акватории.

В докладах П. Ю. Шмидта (АН СССР) «Фауна рыб Охотского моря и фауна Арктики» и А. П. Андрияшева (ЗИН АН СССР) «Тихоокеанские элементы в фауне рыб северных морей» обсуждался интенсивно разрабатываемый советскими биогеографами вопрос о соотношениях северопацифической и арктической фауны.

П. Ю. Шмидт построил свои выводы на результатах изучения географического распространения и биологии двух групп — Blennioidea и Cottoidea, представители которых составляют 75% ихтиофауны Охотского моря. Все они приспособлены здесь к обитанию при низкой температуре и, что еще важнее, выносят широкие амплитуды колебаний температуры, достигающие 25°. По сравнению с тропическими видами рыбы Охотского моря характеризуются целым рядом биологических и морфологических особенностей: среди них очень мало форм с высоким и коротким телом, угревидных, плоских, яркоокрашенных, обладающих специфическими орудиями защиты, а также быстрых пловцов типа макрелей; наблюдается тенденция к редукции чешуи, усиленному выделению слизи, образованию присосок и переходу к сидячему образу жизни. Все это связано с усилением борьбы за существование с абиотическими факторами и ослаблением борьбы за существование с биотическими факторами по мере перехода с юга на север.

Близость охотоморской ихтиофауны к арктической подчеркивается наличием в Охотском море семи видов, из которых Gymnelis viridis, Lumpenus medius и L. fabricii имеют циркумполярное распространение, а остальные представлены в Арктике особыми подвидами. Тем не менее ихтиофауну Охотского моря нельзя считать арктической, так как последняя характеризуется прежде всего качественной бедностью и отсутствием оригинальности. В Охотском море обитает умеренная, но холодноводная ихтиофауна, что зависит от его современного режима и геологической истории.

В настоящее время Охотское море представляет собой наиболее холодную часть Пацифики. Такое же положение имело место и в предыдущие геологические эпохи, так как суровость режима этого водоема всегда определялась его отношениями с сушей. При охлаждении, охватившем в третичное время область Тихого океана, прежде всего охладилось именно Охотское море и в нем началось формирование холодноводной фауны. В это время (в начале плиоцена) в Арктике господствовал еще теплый климат. При охлаждении Арктики в нее начали вселяться холодолюбивые элементы охотскоморской фауны. После образования Берингии эта фауна подверглась обеднению преимущественно под влиянием колебаний солености Полярного бассейна. Таким образом, при анализе явления амфибореальности нет необходимости прибегать к потеплению Арктики в послеледниковое время и к четвертичной иммиграциии тихоокеанских элементов в полярный бассейн. Арктические элементы еще раньше возникли в Охотском море, фауна которого в этом смысле может быть названа преарктической. Действительно, Охотское море, если судить по числу видов, служит центром распространения многих семейств и родов, представленных и в Арктике.

Выступавшие по докладу П. Ю. Шмидта Л. А. Зенкевич и Г. В. Никольский, соглашаясь с преобладающим значением северотихоокеанского центра формирования арктической фауны, указали на существование еще двух менее мощных центров — атлантического и собственно арктического.

Обработка материала, собранного целым рядом советских экспедиций последних лет, в том числе восточной высокоширотной экспедицией Арктического института на ледоколе «Северный полюс» в 1946 г. в малоисследованных морях восточного сектора советской Арктики, позволила А. П. Андрияшеву сформулировать следующие выводы: «Распределение видов в больших тихоокеанско-атлантических родах рыб (Myoxocephalus, Artediellus, Triglops, Gymnacanthus, Icelus и др.) закономерно и заключается в следующем: наибольшим количеством форм (от подвидов до близких родов) каждый род представлен в северо-западной части Тихого океана, который следует считать центром происхождения и видообразования этой группы. В северной части Атлантического океана имеются единичные самостоятельные виды (вторичный центр видообразования в результате плиоценовой миграции тихоокеанских форм). В арктических морях часто также имеется свой обособленный вид, получивший свое начало от тихоокеанских мигрантов доледникового времени, трансформировавшихся в специфических условиях арктических морей в четвертичное время. И, наконец, отмечена группа тихоокеанских видов, которые распространены за пределами Берингова пролива, но имеют на севере ограниченное распространение (результат послеледниковой миграции тихоокеанской фауны в Арктику). Эта закономерность (на примере эволюции рода Myoxocephalus) объясняется теорией амфибореального распространения.

Намечаются следующие группы рыб тихоокеанского происхождения, населяющие в настоящее время северные моря:

1) Современные тихоокеанские виды, проникшие в Арктику в послеледниковое время. Они широко распространены в дальневосточных морях, имеют на севере обычно ограниченное распространение, причем, как правило, дальше вдоль сибирского побережья проникают виды, выносящие опреснение. Различаются две подгруппы: а) аутохтонно-тихоокеанские виды, составляющие большинство (примеры: кета, горбуша, ча-

выча, Hypomesus olidus, Myoxocephalus verrucosus и M. axillaris, Icelus spatula, Platichthys stellatus, Hippoglossoides robustus, Stichaeus punctatus и многие другие), и б) преимущественно бореальные тихоокеанские виды не тихоокеанских родов, своими плиоценовыми корнями связанные с атлантическо-арктической фауной. К ним относятся Clupea harengus pallasi, Eleginus gracilis, а также доходящие до Берингова пролива тихоокеанские треска и зубатка.

2) Атлантическо-бореальные виды тихоокеанского происхождения, трансформировавшиеся в северной части Атлантического океана. Преимущественно морские амфибореальные виды, образующие парные формы с исходными тихоокеанскими видами, в восточном секторе Арктики отсутствуют (примеры: Myoxocephalus scorpius, Artediellus uncinatus, Parenophrys bubalis, Limanda limanda, Hyppoglossoides platessoides, Pholis gunnellus, Chirolophis ascanii и многие другие).

3) Высокоарктические виды тихоокеанского происхождения, эволюция которых в ледниковое время протекала в Северном Ледовитом океане, широко распространены в настоящее время вдоль сибирского побережья, где связаны преимущественно с опресненными районами моря, часто имеют циркумполярный ареал. В послеледниковое время проникли в Берингово море, но не далее его самой северной части. (примеры: Myoxocephalus (Oncocottus) quadricornis, Artediellus scaber, Gymnacanthus tricuspis, Ulcina olriki и другие)».

Выступивший по докладу А. П. Андрияшева О. Н. Бауер (ВНИОРХ) указал на возможность проникновения в Арктику вместе с тихоокеанскими рыбами их паразитов. На омуле из Хатанги и Лены обнаружен слизистый споровик Henneguga salminicola, известный до сих пор с видов рода Oncorhynchus и занесенный в северные моря, вероятно, кетой и горбушей и перешедший на новых хозяев. На Енисее его нет.

Ту же проблему на фоне детального анализа географического распространения обширного семейства сельдевых затронул в своем докладе «Географическое распространение сельдевых и некоторые вопросы зоогеографии северных частей Атлантического и Тихого океанов» А. Н. Световидов (ЗИН АН СССР).

«Обширное семейство сельдевых, насчитывающее до 170 видов, относящихся приблизительно к 50 родам, по своим экологическим особенностям имеет смешанный характер. Преобладающее большинство видов семейства (около 130) — тропические, умеренными следует считать около 20 видов, субтропическими в северном полушарии — лишь 4 вида и несколько форм умеренных видов. Ряд субтропических видов свойственен морям и пресным водам южного полушария. Арктическими являются лишь некоторые подвиды Clupea harengus, основной ареал которого лежит в умеренных широтах. Такой же смешанный характер имеют сельдевые и по отношению к солености. Преобладающее большинство видов (свыше 90) — морские, пресноводных около 30 видов и приблизительно таково же количество проходных. Морские виды преобладают во всех широтах; пресноводными являются главным образом тропические виды, некоторые формы нескольких субтропических и отчасти умеренных видов сельдевых.

По распространению и образу жизни сельдевых следует считать скорее неритическими, чем океаническими, так как преобладающее большинство их в открытых частях океанов обычно не встречается и связано с прибрежными областями.

Распространение сельдевых по зоогеографическим областям

	Общее число видов	Индо-пацифическая область	Западноамериканская область	Восточноамериканская область	Западноафриканская обл.		Арктическая обл.				Антарктическая область
					Гвинейская подобласть	Средиземноморско-атлантическая подобласть	Атлантическо-европейская бореальная подобласть	Атлантическо-американская бореальная подобласть	Пацифическая бореальная подобласть	Арктическо-циркумполярная подобласть	
Общее число видов	166	75	10	26(4)	18	15(31)	5(8)	10(7)	2(3)	1(2)	16(1)
Морских и проходных . . .	134	64	10	20	4	14(28)	5(7)	8(5)	2(3)	1(2)	14(1)

Наибольшую связь с богатой сельдевыми индо-пацифической областью, являющейся основным географическим центром семейства, обнаруживают сельдевые восточноамериканской области, имеющей четыре общих рода (Sardinella, Ilisha, Harengula, Etrumeus) и один вид (S. aurita), и западноамериканские; общими для них являются также четыре рода (последние три из перечисленных и Opisthopterus) и один вид (E. micropus). Более тесную связь с индо-пацифическими имеют сельдевые гвинейской подобласти. Из трех встречаемых здесь родов два (Ilisha и Sardinella)

в большей мере представлены в индо-пацифической области, чем здесь. Наибольшую связь обнаруживают сельдевые восточно- и западноамериканской областей, имеющие семь общих родов (Ilisha, Harengula и Etrumeus, встречаемые и в других областях, и Odontogniathus, Lide, Opisthonema и Jenkinsia, свойственные только этим двум областям). Видов, общих обеим этим областям, нет. Во внетропических областях северного полушария количество и эндемизм сельдевых последовательно уменьшаются в средиземноморско-атлантической, атлантическо-американской, атлантическо-европейской и пацифической бореальных и арктическо-циркумполярной подобластях. Сельдевые антарктической области имеют связи со всеми областями и подобластями, за исключением гвинейской и арктическо-циркумполярной.

В северной части Тихого океана, в пацифической бореальной подобласти встречается всего лишь два вида сельдевых, т. е. значительно меньше, чем в северной части Атлантического океана, где в атлантическо-европейской и атлантическо-американской бореальных подобластях насчитывается до 13 видов. Следует также отметить отсутствие в северной части Тихого океана эндемичных родов и видов и явную зависимость ее единственного умеренного представителя (Clupea harengus pallasi) от североатлантического, который проник в северную часть Тихого океана из северной части Атлантического вокруг Евразии. Субтропический представитель сельдевых северной части Тихого океана (Sardinops sagax), судя по его распространению, проник сюда из южного полушария, где представлено основное многообразие форм этого вида. Современное биполярное распространение S. sagax сложилось в ледниковое время, когда этот вид мог беспрепятственно проникнуть в северную часть Тихого океана по обе его стороны к берегам Сев. Америки (S. sagax caerulea) и юго-восточной Азии (S. sagax melanosticta). В северную часть Атлантического океана к берегам Европы от берегов южной Африки этот вид расселиться не имел возможности, так как здесь имелся совершенно сходный экологически Sardina pilchardus»

А. П. Маркевич (Киевский государственный университет) в докладе «Обзор географического распространения паразитических веслоногих ракообразных пресных вод СССР в связи с факторами, его обусловливающими» нарисовал такую картину:

«Фауна паразитических веслоногих ракообразных пресных вод во много раз беднее морской. Эктопаразитизм, а также наличие свободноживущих стадий говорят о том, что на распространение паразитических веслоногих пресных вод влияют те же факторы, которые оказывают воздействие и на формирование фауны свободноживущих водных организмов. Однако распространение первых зависит еще и от ареала хозяев. Этот момент имеет решающее значение для строго специфичных форм, как, например, виды рода Basanistes, Salmincola lotae, Tracheliastes stellifer и др. Паразиты далеко не всегда следуют за распространением своих хозяев. Нередко ареалы специфических паразитов несколько меньше ареалов их хозяев. В пресных водах обычно погибают рачки, паразитирующие на проходных рыбах. В Черном море отсутствуют многие паразитические веслоногие, богато представленные в Средиземном море, невзирая на то, что их хозяева — рыбы средиземноморского происхождения — являются обычными представителями черноморской ихтиофауны.

Распространение некоторых видов паразитических веслоногих объясняется факторами геологического порядка. Так, например, в бассейне р. Амур мы встречаем ряд видов паразитических веслоногих, тождественных или близких к таковым понто-каспийской провинции и отсутствующих совершенно в промежуточных районах циркумполярной и нагорноазиатской подобластей. Только историческими причинами можно объяснить разорванность ареала Achtheres coregonorum, факт отсутствия на Британских островах таких широко распространенных видов в Европе, как Tracheliastes polycolpus и Achtheres percarum и наличие на о. Сахалине эндемичного вида Tracheliastes sachalinensis, происшедшего, вероятно, от T. polycolpus в результате изоляции.

Ледовитоморская зоогеографическая провинция, как и вся вообще кругополярная подобласть, характеризуется явным преобладанием Lernaeopodidae. Особенно распространенным является тут род Salmincola, отсутствующий в понто-каспийско-аральской провинции и в нагорноазиатской подобласти, характерен род Coregonicola, паразитирующий на сигах, Achtheres strigatus, паразитирующий на Coregonus sardinella. Обращает на себя внимание крайняя бедность в описываемой провинции представителей сем. Ergasilidae. Анализ распространения паразитических веслоногих в ледовитоморской провинции подтверждает правильность предложенного Иоганзеном деления сибирского округа на три самостоятельных округа. Этот же анализ свидетельствует о большем родстве фауны Copepoda parasitica невского округа с фауной циркумполярной подобласти, чем со средиземноморской.

Прибрежные осолоненные участки тихоокеанской провинции, а также устья рек характеризуются наличием видов, свойственных тихоокеанскому побережью Сев. Америки. Из этого района докладчиком было описано также четыре новых для науки вида из рода Salmincola. В р. Анадырь установлено наличие Basanistes enodis, Salmincola lotae и S. extumescens.

К шести видам, установленным Месяцевым (1926 г.) для оз. Байкал, можно добавить лишь один вид из рода Salmincola. Эти виды, за исключением S. cottidarum, довольно широко распространены в Советском Союзе. Паразитические веслоногие не обнаруживают эндемизма, отмеченного для других животных Байкала.

Крайне бедной является фауна паразитических ракообразных нагорноазиатской подобласти. В балхашской провинции был обнаружен один вид Lernaea и Lamproglena compacta, более нигде не встреченная.

Характерны для понто-каспийско-аральской провинции Tracheliastes stellifer и T. stellatus. Обычными и широко распространенными видами Средиземноморской подобласти являются Lamroglena pulchella и Caligus lacustris. Из представителей сем. Lernaeopodidae в пределах описываемой провинции встречаются Basanistes huchonis и Achtheres percarum. Последний вид проник в водоемы понто-каспийско-аральской провинции из ледовитоморской провинции подобно другим северным формам, как например, Thersitina gasterostei.

При сравнении пресноводной с солоноватоводной фауной паразитических веслоногих из бассейнов Черного и Каспийского морей, видно ее заметное обеднение в последнем: типично морские виды в Каспийском море не встречаются; в Аральском море установлено всего четыре вида.

Относительное богатство фауны Copepoda parasitica амурской переходной области можно объяснить прежде всего тем, что она включает, кроме видов, характерных для ледовитоморской провинции Голарктики, довольно многочисленные южные формы, характерные для китайской подобласти. Из видов, широко распространенных в голарктической области, мы можем назвать Achtheres extensus, Tracheliastes polycolpus, Lepeophtheirus salmonis. Видами типичными для китайской подобласти, являются представители рода Pseudergasilus, а также некоторые виды из родов Ergasilus и Lamproglena. Эндемичны для Амура Tracheliastes soldatovi и T. longicollis, для сахалинского округа — Tr. sachalinensis. Фауна Copepoda parasitica отражает своеобразный смешанный характер ихтиофауны амурской провинции».

Т. Ф. Щапова (Океанологический институт АН СССР) использовала для своего доклада «Фитогеографическое районирование северной части Тихого океана» необобщенный до нее материал по географическому распространению морских донных водорослей, относящихся к порядку Laminariales, и пришла к следующим выводам:

«Ламинариевые северной части Тихого океана отличаются значительно большим разнообразием родового и видового состава и значительно большим количеством эндемичных родов и видов, нежели флора ламинариевых Сев. Атлантики, Арктики и южных частей Тихого, Атлантического и Индийского океанов. Основным центром распространения представителей этого порядка является северная часть Тихого океана. Вторичными центрами следует считать южные части Тихого, Индийского и Атлантического океанов, Сев. Атлантику и Арктику. Отсутствие эндемичных родов и сравнительно небольшое количество эндемичных видов в Арктике указывают на молодость арктической флоры ламинариевых. Формирование ее, повидимому, происходило в послеледниковое время.

В фитогеографическом отношении ламинариевые северной части Тихого океана могут быть разбиты на группы: 1) арктическую, 2) бореально-арктическую, 3) бореальную с подгруппами северно-, умеренно- и южнобореальными, 4) борео-тропическую и 5) австральную. Северно- и умереннобореальная подгруппы азиатского и североамериканского побережий характеризуются значительным числом общих видов. Южнобореальная и борео-субтропическая, наоборот, обнаруживают очень мало сходства. Соответственно северным фитогеографическим группировкам мы в южном полушарии различаем: 1) антарктическую, 2) австральную с подгруппами южно- и северноавстральной в 3) австрально-тропическую группы.

Наличие биполярных видов позволяет говорить об имевшей место миграции ламинариевых с севера на юг и с юга на север. Флора ламинариевых североамериканского побережья обнаруживает больше сходства с таковой Ю. Америки, нежели эта последняя с азиатской. С другой стороны, азиатское побережье имеет больше общих черт с Арктикой и Сев. Атлантикой, нежели североамериканское. Оба эти обстоятельства могут быть поставлены в связь с направлением течений, омывающих побережья Тихого океана. Флора ламинариевых на азиатском берегу представлена более богато, нежели на североамериканском. Распределение видов и родов сем. Alariaceae в Тихом океане указывает на то, что первичным центром возникновения этого семейства следует скорее считать азиатское, нежели североамериканское побережье.

Сравнение видового состава ламинариевых Берингова, Охотского, Японского и Желтого морей приводит к заключению, что наибольшим видовым разнообразием отличается Охотское море».

Несколько докладов было посвящено экологическим и биологическим особенностям водных организмов в связи с их географическим распространением. В докладах С. Г. Крыжановского (МГУ) «Размножение и развитие некоторых китайских автохтонных рыб» и С. Г. Соина (МГУ) «Особенности в биологии размножения близких видов рыб европейской и дальневосточной фауны» сообщались наблюдения над размножением амурских рыб.

С. Г. Крыжановский показал, что Амур отличается от прочих рек СССР изобилием остракофильных (т. е. откладывающих икру в моллюсков) и пелагофильных (т. е. обладающих пелагической икрой) рыб. Все это — рыбы китайского происхождения. В настоящее время в составе ихтиофауны Амура зарегистрировано

11 видов пелагофилов, но, вероятно, их число достигает 20, что составляет 25% от всей ихтиофауны. Такое соотношение неизвестно ни для одного водоема в мире.

За одним исключением все амурские пелагофилы относятся к карповым. Плавучесть их икры достигается увеличением перивителлинового пространства или (у пескаря) образованием толстой слизистой оболочки икринки. У новорожденных мальков нет органов дыхания, кровеносная система возникает поздно, в глазах развит желтый пигмент, что как-то связано с недоразвитием дыхательной системы.

С. Г. Соин сообщил о различиях в биологии размножения между амурскими и европейскими щукой и сомом. Эти различия выражаются в следующем: амурский сом разбрасывает икру, европейский ее охраняет. Выход малька из икринки у амурского сома происходит значительно позже, чем у европейского. Личинки первого не боятся света, в то время как личинки амурского сома после выхода из икринки проявляют отрицательный фототропизм. Характер развития амурской и европейской щуки весьма сходен. Различия проявляются лишь у рыб старших возрастов и выражаются в первую очередь в окраске, которая у европейской щуки остается зарослевой, а у амурской с возрастом меняется на русловую. По биологии размножения амурская щука отличается от европейской тем, что начало ее нереста определяется в значительной мере высотой стояния воды в реке. Все отмеченные различия между сравниваемыми рыбами связаны с различиями в условиях их существования.

Несколько иной характер носил доклад С. Г. Лепневой (ЗИН АН СССР) «К вопросу об экологической классификации ручейников текучих вод». Докладчица подробно изучила распространение личинок ручейников Енисея и его бассейна и установила, что каждый вид встречается только при определенных экологических условиях. На этом основании можно различать шесть групп видов: 1) ритобионты — обитатели мелких холодных речек и ручьев, 2) ритофилы, заходящие кроме того в реки предгорья, 3) реофилы, обладающие широкой экологической валентностью, 4) формы речек предгорья, 5) формы речек предгорья, встречающиеся и в равнинных реках, 6) формы равнинных рек. Наибольшее число видов относится к шестой группе. Предлагаемая классификация частично отличается от экологической классификации ручейников, разработанной А. В. Мартыновым для взрослых форм.

Несколько особняком от других докладов стоял доклад Т. С. Расса (ВНИРО) «Географические комплексы мирового промысла», в котором докладчик сделал интересную попытку использовать для целей зоогеографии данные промысловой статистики.

«Можно принять, что промысловые уловы в хорошо освоенных промыслом районах отображают в известной, грубо приближенной мере количество рыбы. Докладчиком составлена карта географического распределения уловов в предвоенный период (1936—1939 г.), до искажений, вызванных войнами.

Для отдельных областей гидросферы специфичны определенные наборы промысловых видов — географические комплексы мирового промысла. Различимы комплексы: арктический, дающий 0,3—0,5 млн. ц. рыбы; северобореальные — атлантический и тихоокеанский, дающие, соответственно, около 48 и 16 млн. ц., южнобореальные — атлантический (восточноатлантический) и тихоокеанский, дающие около 45,5 и 8 млн. ц.; тропическо-океанический комплекс; нотальные комплексы. Различимы также региональные комплексы — китайский, черноморско-азовский и т. д.

Звенья промыслово-географических комплексов представлены рыбами, занимающими различные экологические ниши. Наибольший удельный вес имеет почти везде звено пелагических планктофагов (сельдь, сардины, анчоусы, тюлька), дающее обычно от трети до двух третей всего улова. Далее следуют звенья хищников, придонных и пелагических (треска, минтай — Theragra, сайда, хэк — Merluccius, скумбрия, тунцы), дающие до трети улова. Затем идут бентофаги (пикша, камбалы, горбыли), дающие обычно около одной десятой улова, но иногда (например, в китайском комплексе) и до половины улова. Наконец, особое место занимает звено проходных рыб. Здесь особенно важны лососи, дающие в северобореальном тихоокеанском комплексе около половины всего улова, и проходные осетровые, сельдевые, карповые и окуневые, имеющие существенное значение в азово-черноморском и аральско-каспийском комплексах.

В комплексах хорошо освоенных промыслом областей все звенья представлены полноценно: таков, например, северобореальный атлантический комплекс. Анализ промысла показывает возможности чрезвычайного увеличения уловов СССР в морях европейского Севера и Дальнего Востока, а также, в меньшей мере, и в Черном море».

Подводя итоги работам конференции, следует отметить, что в общем цель, которую она преследовала, была достигнута. Прочитанные доклады достаточно хорошо показали современное состояние в нашей стране биогеографии водных организмов и направления ее дальнейшего развития. Участники конференции получили возможность ознакомиться с работой, ведущейся в других научных центрах и в других областях биогеографии. Выявились наиболее злободневные и дискутабельные проблемы и те разделы биогеографии, которые особенно нуждаются в дальнейшей разработке. Дефектом организации конференции можно считать излишнюю широту и пестроту ее программы. Быть может, впредь подобные конференции следует посвящать более узкому кругу вопросов, что обеспечит более глубокую их проработку.

Я. А. Бирштейн

СОДЕРЖАНИЕ

Редактор академик *Е. Н. Павловский*

Подп. к печ. 15 III 1948 г. А-02658 Печ. л. 6
Уч.-изд. л. 9,9 Зак. 206 Тираж 3200 экз.

2-я тип. Издательства Академии Наук СССР. Москва, Шубинский пер., 10.

Цена 9 руб.